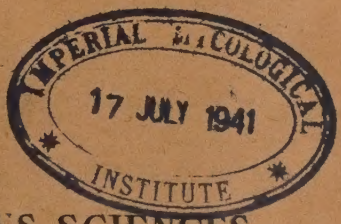
1941

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

№ 1

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ



BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'UNION DES RÉPUBLIQUES SOVIÉTIQUES SOCIALISTES

SÉRIE BIOLOGIQUE

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1941

ИЗВЕСТИЯ
АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

SÉRIE BIOLOGIQUE

№ 1

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
Москва ★ 1941 ★ Moscou

Ответственный редактор акад. В. Л. Комаров
Заместители ответств. редактора: акад. И. И. Шмальгаузен
член-корр. АН СССР Х. С. Коштоянц

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1, 1941 Classe des sciences biologiques

А. Н. СТУДИТСКИЙ

УСЛОВИЯ РОСТА И ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ ПЕРЕДНЕЙ ДОЛИ ГИПОФИЗА В ПЕРЕСАДКАХ НА ХОРИОАЛЛАНТОИС

К вопросу об эмбриональных эндокринных корреляциях

(*Представлено академиком* И. И. Шмальгаузеном)

1. Введение

Передняя доля гипофиза высших позвоночных обладает хорошо выраженной способностью к регенерации. Анализ обширной литературы по опухолям гипофиза показывает, что разрастания железистых элементов передней доли встречаются у людей разнообразного возраста, из чего можно сделать вывод, что ткань передней доли сохраняет пролиферативные свойства до глубокой старости. Эти особенности передней доли послужили поводом для исследования ее клеток в условиях трансплантаций, эксплантаций и интерплантаций. Несомненно, доказательства сохранения клетками передней доли способностей к размножению и дифференцировке вне нормальных условий существования имели бы существенное значение для практической хирургии. Однако известные до сих пор опыты с пересадками передней доли гипофиза едва ли можно считать успешными [Кру, Кушинг и Гомэнс; Гольвег и Дженкман; Гилл, Гарднер и Гилл (Crowe, Cushing a. Homans, 1909; Hohlweg a. Junkmann, 1932; Hill, 1935; Gardner a. Hill, 1935)]. К немногочисленным удачным опытам можно отнести операции Бергмана (Bergmann, 1934) и Килини (Kylini, 1936), которые добились излечения болезни Симмондса пересадками гипофиза телят.

Изучение роста передней доли гипофиза в культурах in vitro показало, что клетки передней доли сохраняют при эксплантации способность к размножению, но теряют свои характерные морфологические признаки и, повидимому, перестают продуцировать гормоны [Андерсон и Гаймакер, Казахара, Энгель и Вербер, Гайяр (Anderson a. Haymaker, 1935; Kasahara, 1935; Engel a. Werber, 1937; Gaillard, 1937)].

Единственным удачным приемом изоляции и культивирования передней доли вне естественного окружения следует считать метод интерплантаций [по терминологии Дюркена (Dürken, 1928)] на хориоаллантоидную оболочку куриного зародыша и в переднюю камеру глаза. Пересаживая фрагменты передней доли гипофиза кролика и морской свинки гомопластически в переднюю камеру глаза, Гатериус, Швейцер и Чариппер (Haterius, Schweizer a. Charipper, 1935, 1937) получили длительное переживание пересаженного органа, с сохранением типичной структуры и выделением некоторых гормонов.

Мне удалось получить развитие фрагментов передней доли гипофиза взрослой крысы при гетеротрансплантациях на хориоаллантоис куриного

зародыша (Студитский, 1938). Условием хорошего роста высаженного фрагмента является соседство с быстро растущими эмбриональными тканями. Изолированные кусочки передней доли, пересаженные на хорио-аллантоис, быстро подвергаются дегенерации и рассасываются. Высаженные же совместно с фрагментами куриных зародышей или с эмбриональной надкостницей кусочки передней доли сохраняют характерное строение, клетки размножаются и дифференцируются. Особенно благоприятно влияет на рост и дифференцировку соседство с хрящевыми зачатками скелетных элементов.

В опытах с пересадками на хориоаллантоис фрагментов передней доли гипофиза привлекают внимание гуморальные взаимоотношения пересаженной железистой ткани с зародышем-реципиентом. В настоящее время едва ли вызывает сомнение возможность установления нормальных эндокринных корреляций вне связи с нервной системой. Швейцер, Чарипер и Гатериус (1937) пересадками передней доли гипофиза в переднюю камеру глаза морской свинки вызвали длительную фолликулярную фазу в яичниках. Деклен (Desclin, 1938), пересаживая переднюю долю гипофиза в почку крысы, вызвал, при кастрации подопытного животного, развитие характерных «клеток кастрации» в пересадке. Мне удалось установить, что гомопластические пересадки фрагментов передней доли гипофиза на хориоаллантоис куриного зародыша вызывают характерные тиреотропную и паратиреотропную реакции у куриного зародыша (1938 a и b). Все это показывает, что, в случае приживления пересаженного органа на хориоаллантоисе, между трансплантатом и организмом реципиента устанавливаются нормальные эндокринные корреляции.

Такой результат опытов с пересадками эндокринных органов на хориоаллантоис куриного зародыша не может не вызвать вопроса об эндокринных корреляциях эмбрионального организма. Получив в трансплантате размножение и дифференцировку клеток передней доли гипофиза, я пришел к заключению, что в крови зародыша содержатся гуморальные факторы, обеспечивающие сохранение нормальной структуры пересаженного органа. В этом меня убеждало также изучение нормального развития гипофиза и желез бранхиогенной группы у куриного зародыша. Дифференцировка гипофиза, зобной, щитовидной и околощитовидной желез куриного зародыша начинается очень рано. Появление первых капель коллоида наблюдается в щитовидной железе куриного зародыша к концу 8-го дня инкубации [Бродвей, (Broadway, 1929)], однако уже на 6-й день инкубации первые признаки дифференцировки отмечаются появлением в протоплазме клеток липоидных и жировых включений (Студитский, в печати). При изучении гистогенеза околощитовидной железы куриного зародыша мне удалось установить, что дифференцировка клеток начинается на 8-й день инкубации. Однако накопление в протоплазме липоидных и жировых включений, характерных для околощитовидной железы, обнаруживается уже у 5—6-дневного зародыша. Признаки дифференцировки гипофиза можно наблюдать на 7—8-й день инкубации. В передней доле гипофиза 14-дневного куриного зародыша обнаруживаются все типичные клеточные элементы и в некоторых случаях замечается коллоид.

На основании наблюдений над развитием гипофиза и желез бранхиогенной группы у куриного зародыша я пришел к заключению, что их эндокринная функция начинается очень рано, вероятно, значительно ранее окончания основных морфогенетических и гистогенетических процессов в зародышевом организме. Благодаря этому в организме развивающегося зародыша создаются гуморальные условия, обеспечивающие рост и дифференцировку пересаженной на хориоаллантоис передней доли гипофиза.

Свой вывод о существовании эмбриональных эндокринных корреляций я попытался аргументировать опытами с пересадками эмбрионального

гипофиза на хориоаллантоис куриного зародыша (Студитский, в печати). Высаживались изолированные гипофизы 11—21-дневных куриных зародышей и содержавшие гипофиз участки головы 8—10-дневных куриных зародышей. Развитие эмбрионального гипофиза в пересадках на хориоаллантоис в большинстве случаев происходит нормально. Высаженный зачаток увеличивается в размерах, сохраняя типичное соотношение частей. Клетки передней доли обнаруживают типичную дифференцировку, хотя красочные характеристики становятся более затруднительными, нежели при естественном развитии гипофиза. Влияние пересадки отражается на развитии ряда органов зародыша и в первую очередь проявляется в ускорении дифференцировки желез бранхиогенной группы. Щитовидная и околощитовидная железы подопытных зародышей увеличены в размерах. В щитовидной железе можно отметить увеличение фолликулов, увеличение высоты фолликулярного эпителия до 8—10 μ против 3,5 μ в контроле, изменение плотности протоплазмы эпителиальных клеток — появление темных клеток, так называемых, клеток Лангендорфа, и светлых, с разжиженной протоплазмой, в большинстве случаев разжижение коллоида и эвакуацию его в кровь. Иногда изменения щитовидной железы под влиянием пересадки эмбрионального гипофиза достигают необычайной степени: высота эпителиальных клеток увеличивается до 10 μ, коллоид почти целиком резорбируется, фолликулы сжимаются, причем эпителий образует складки, заполняющие плоскость фолликула. Эти картины нельзя трактовать иначе, как типичную тиреотропную реакцию.

Сравнивая микроскопическую структуру нормально развивающейся и подвергшейся влиянию пересаженного гипофиза щитовидных желез, можно отметить, что признаки функциональной деятельности, так резко проявляющиеся под влиянием пересадок гипофиза, в некоторой степени выражены и при нормальном развитии. Вакуолизация коллоида, свидетельствующая о его размножении и эвакуации в кровь, наблюдается уже в первые часы после появления коллоидных капель в протоплазме клеток. Появление светлых и темных клеток в фолликулярном эпителии можно обнаружить на 11-й день инкубации. Наконец, морфологическая картина щитовидной железы к моменту вылупления не вызывает сомнений в ее возбужденном состоянии.

В околощитовидной железе пересадки гипофиза также вызывают характерные изменения. Обе пары околощитовидных желез увеличиваются в размерах, происходит вакуолизация клеток, приводящая к увеличению количества типичных оксифильных клеток Велша (Welsh), и очень сильно увеличивается количество липоидных включений в протоплазме клеток. Выше я уже отмечал, что накопление липоидных включений и вакуолизация клеток, свидетельствующая об их дифференцировке в околощитовидной железе нормально развивающегося куриного зародыша, начинаются не позднее 8-го дня инкубации. Мне кажется, что эти морфологические процессы, проявляющиеся особенно заметно под влиянием пересадок гипофиза, следует считать выражением функциональной деятельности околощитовидной железы. Таким образом, на основании этих прямых экспериментальных доказательств и косвенных соображений можно притти к заключению о появлении гуморальных корреляций в развитии гипофиза и желез бранхиогенной группы у цыпленка не позднее 8-го дня инкубации.

Нельзя, однако, сказать, что мысль о наличии эмбриональных эндокринных корреляций находит поддержку в современной эндокринологической литературе. В настоящее время вопрос о функции эмбриональных желез внутренней секреции еще далек от разрешения. Трудности экспериментирования в этой области не позволяют поставить этот вопрос на сколько-нибудь твердую почву. Только за последние годы появились попытки исследовать некоторые эндокринные корреляции в зародышевом состоянии с помощью точных методов. Наиболее интересны опыты Фуго

и Вичи (Fugo a. Witschi, 1938) и Анселя с его сотрудниками (Wolff et Stoll, 1937; Wolff, 1937; Kantor, 1937; Ancel, 1938). Фуго и Вичи, вырезая область закладки промежуточного мозга у куриного зародыша в возрасте 36 часов инкубации, получили дефектных зародышей, у которых в числе прочих уродств развития головы имело место недоразвитие гипофиза. Несмотря на отсутствие гипофиза, все эндокринные железы, включая щитовидную железу и гонады, развивались типично. Сотрудники Анселя применили более тонкую технику — поражение области закладки промежуточного мозга рентгеновскими лучами. Сильная рентгенизация на 36-м часу инкубации полностью подавляет развитие промежуточного мозга и соседних частей мозга и черепа. Развивающиеся в результате такого вмешательства дефектные зародыши могут быть лишены ряда органов головной области, в том числе гипофиза, и в некоторых случаях — щитовидной железы. Несмотря на такие серьезные дефекты строения, общее развитие зародыша и дифференцировка органов, в том числе желез внутренней секреции, идет совершенно нормально. На основании этих опытов и ряда других наблюдений Ансель приходит к выводу об отсутствии эндокринных корреляций на эмбриональных стадиях развития высших позвоночных. Вывод Анселя был поддержан рядом солидных исследователей в области эндокринологии, присутствовавших на его докладе, посвященном половым гормонам и прочитанном на Colloque international в Collège de France (Aron, Selye, Severinghaus). Таким образом, ряд исследователей в настоящее время поддерживает мысль о бездеятельности эндокринных органов в течение эмбрионального развития.

Создавшиеся противоречия по вопросу о функции эмбриональных желез внутренней секреции заставили меня вновь заняться опытами с культивированием передней доли гипофиза на хориоаллантоидной оболочке куриного зародыша. В постановке опытов я руководствовался следующими вопросами.

1. Изменяется ли структура клеток передней доли гипофиза взрослой курицы при развитии в гуморальных условиях эмбрионального организма?

2. С каких стадий развития начинают реагировать на пересадку железы бранхиогенной группы реципиента?

Ответы на эти вопросы должны, как мне кажется, внести некоторую ясность в проблему эмбриональной функции эндокринного аппарата.

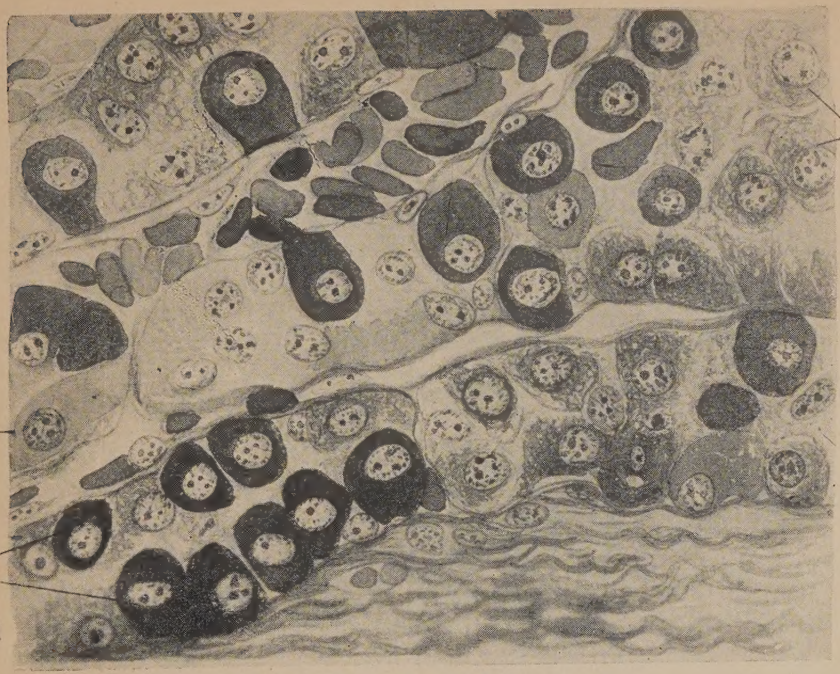
2. Материал и методы

Опыты проведены на зародышах кур белых леггорнов. Материал для пересадок — фрагменты передней доли гипофиза взрослой курицы. Передняя доля отделялась от задней и в рингеровском растворе расчленялась на 30—35 частей. 1—2—3 и более кусочков высаживались на хориоаллантоидную оболочку куриного зародыша в возрасте от 6 до 9 дней инкубации. Через 1—7 и более дней инкубации яйцо вскрывалось, трансплантат и некоторые органы реципиента фиксировались. При пассажах трансплантат освобождался от окружающих мягких тканей хориоаллантоидной оболочки, разрезался пополам и пересаживался вновь на хориоаллантоидную оболочку другого куриного зародыша. Фиксация — в жидкостях Helly, Champy, Carnoy и др.

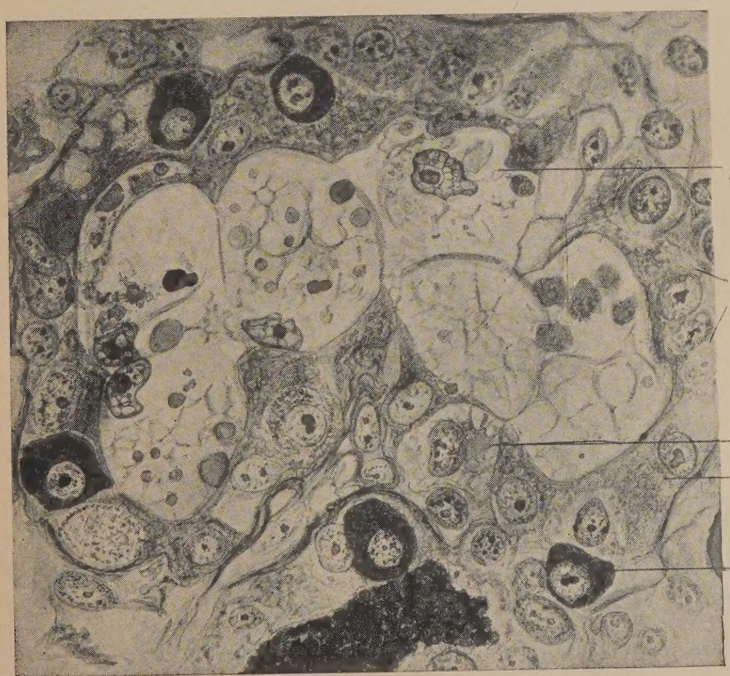
Окраски: железный гематоксилин по Heidenhain, Anilinblau + Orange G. + Fuchsin по Mallory, Azan по Heidenhain и др.

3. Изменения в структуре передней доли гипофиза взрослой курицы при развитии в пересадках на хориоаллантоис

Передняя доля гипофиза птиц не отличается существенно от соответственного органа млекопитающих по своей микроструктуре (Студитский, в печати). Она состоит из эпителиальных тяжей, расположенных более



Фиг. 1



Фиг. 2

Фиг. 1. Структура передней доли гипофиза взрослой курицы: — *cp* главные клетки; *ca* — ацидофильные клетки; *cb* — базофильные клетки. Helly, Azan. Об. апорх. имм. Цейса 90, комп. ок. 15

Фиг. 2. Опыт 601. Фрагмент передней доли гипофиза взрослой курицы. 4 дня развития на хориоаллантоисе. Резорбция коллоида фагоцитами (*ph*) внутри фолликула; *cv* — вакуолизированная клетка. Остальные обозначения те же. Фиксация, окраска и увеличение те же

или менее правильными рядами параллельно длинной оси органа и отделенных друг от друга прослойками соединительной ткани, пронизанной сетью кровеносных капилляров (фиг. 1). Эти тяжи представляют собой несомненно редуцированные трубки. Об этом свидетельствует как эмбриональное развитие, так и процесс образования коллоида. Количество последнего подвержено значительным индивидуальным вариациям. Наиболее часто капли и скопления коллоида встречаются по оси тяжей, причем в этих случаях можно отчетливо обнаружить, что апикальные концы клеток обращены внутрь тяжей, а базальные — кнаружи. Вокруг больших скоплений коллоида клетки тяжей образуют фолликулы. Среди эпителиальных клеток не трудно различить все характерные элементы передней доли гипофиза. Наиболее резко окрашиваются эозинофильные клетки, скопления которых особенно значительны в каудальной части передней доли. Довольно грубая зернистость эозинофильных клеток окрашивается в ряд оттенков красного цвета, начиная с нежнорозового до густопунцового. Базофильные клетки располагаются по преимуществу в ростральной части. В отличие от эозинофильных клеток, базофильные клетки окрашиваются слабо. При обработке препарата азаном по Heidenhain или по Mallory тончайшая зернистость в протоплазме базофильных клеток принимает различные оттенки, начиная от нежноголубого до лилового цвета. В последнем случае базофильные клетки трудно отличить от главных. Среди главных клеток нередко встречаются клетки с вакуолизированной протоплазмой. Митозы крайне малочисленны.

Первые дни культивирования фрагментов передней доли на хориоаллантоисе характеризуются некоторыми изменениями как в структуре клеток, так и в строении клеточных объединений (фиг. 2). Значительная часть клеток сохраняет нормальное строение. Менее значительная часть клеток приобретает признаки, которые трудно характеризовать иначе как депрессивные. Зернистость как в эозинофильных, так и в базофильных клетках становится более грубой, протоплазма приобретает комковатое строение. Среди главных клеток появляются вакуолизированные клетки, напоминающие «клетки тиреоидектомии» (фиг. 6, *cv*). Наиболее характерным изменениям подвергается коллоид. С первых дней культивирования он рассасывается. Этот процесс связан с распадом коллоида на грубые зерна, потерей типичных красочных реакций и фагоцитозом. Фагоциты (фиг. 6, *ph*) располагаются внутри фолликулов. Они представляют собой гигантские клетки с сильно вакуолизированной протоплазмой, в петлях которой можно обнаружить включения коллоида на различных стадиях его резорбции. Благодаря этому процессу количество коллоида в трансплантате в первые дни культивирования резко уменьшается.

Параллельно с депрессивными изменениями в строении трансплантата можно видеть и прогрессивные изменения. В первые же дни культивирования на хориоаллантоисе клетки высаженного фрагмента передней доли усиленно размножаются. Наиболее интенсивно размножение клеток идет по периферии пересадок. Здесь клетки сливаются в тяжи, внедряющиеся в окружающую ткань хориоаллантоиса. В этих тяжах клетки быстро размножаются, теряя свои характерные признаки.

На 5—6-й день культивирования прогрессивные процессы в трансплантате начинают явно преобладать над депрессивными (фиг. 3). Процессы резорбции коллоида еще продолжаются. Однако в их развитии все большее и большее участие принимают эпителиальные элементы. Фагоциты исчезают. Клетки фолликулов сливаются в сплошную плазмодиальную массу, в центре которой сохраняются остатки коллоида в виде грубых зерен (фиг. 3, *1*). По окончании процесса резорбции коллоида фолликул приобретает вид эпителиоидной многоядерной клетки, от которой его отличает только аппарат из замыкающих пластинок и апикальных мембран, сохраняющийся в центре (фиг. 3, *2*). Сходство с соединительнотканными элементами усугубляется еще тем, что в дальнейшем

в этих образованиях увеличивается число ядер, протоплазма начинает густо окрашиваться и приобретает зернистое строение (фиг. 3, *3*). Такие освобожденные от коллоида многоядерные комплексы врастают в окружающую ткань. После этого в них можно заметить дифференцировку — появление типичных элементов передней доли: базофильных и эозинофильных клеток. Бросается в глаза, что хромофильные элементы, развившиеся в трансплантате вторично, отличаются от соответственных клеток передней доли, дифференцирующихся в естественных условиях. В трансплантате клетки имеют значительно меньшие размеры, и зернистость протоплазмы приобретает несколько иной характер. В эозинофильных клетках зернистость становится тоньше, в базофильных — грубее. Одновременно можно заметить, что окраска базофильной зернистости делается более резкой, достигая в отдельных клетках густосинего цвета.

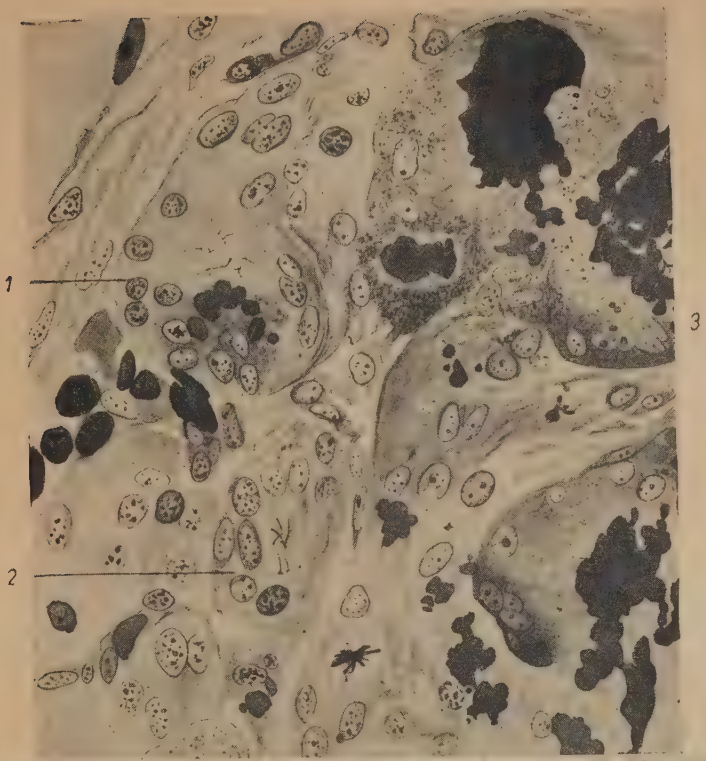
Регенеративные свойства ткани передней доли особенно отчетливо проявляются в процессах срастания высаженных кусочков. Если кусочки располагаются близко, между ними часто развивается мощный клеточный тяж, связывающий оба кусочка. В слиянии кусочков участвуют главные клетки.

Описанные особенности строения сохраняются трансплантатом и в дальнейшем. Однако при пересадках трансплантата в новое яйцо ткань гипофиза постепенно приобретает некоторую константность строения.

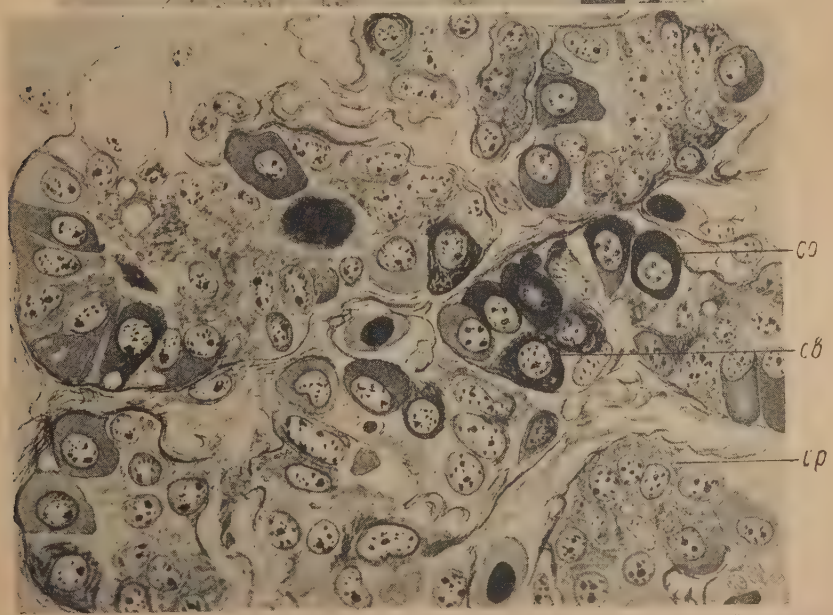
Уже во втором пассаже прекращаются процессы резорбции коллоида, развития плазмоидальных образований из фолликулов, рост этих образований и их дальнейшая дифференцировка. Изучая структуру трансплантата на 2-м или 3-м пассаже, можно видеть, что тяжи, составляющие основу его строения, расположены более рыхло, чем в первом пассаже. Между тяжами разрастаются мезенхима и сосуды хориоаллантоиса. Клеточный состав совершенно типичен (фиг. 4). Среди основной массы главных клеток вкраплены эозинофильные и базофильные элементы. Митозы встречаются редко. Внутри тяжей вновь накапливаются капли коллоида.

Однако здесь также бросаются в глаза особенности строения, усиливающие сходство структуры трансплантата и структуры эмбрионального гипофиза. Клетки значительно меньше по размерам, чем клетки нормальной передней доли гипофиза взрослого животного (фиг. 1). Зернистость базофильных клеток грубее и более ясно окрашивается анилиновой синью.

Суммируя наблюдения над развитием передней доли гипофиза в пересадках на хориоаллантоис, можно сделать следующие выводы. Первые дни культивирования — 7-й, 8-й, 9-й дни инкубации — характеризуются процессами перестройки высаженной ткани. К этим процессам относятся: резорбция коллоидных включений гистиоидными элементами, образование плазмодиальных масс из фолликулов и резорбционная деятельность образовавшихся плазмодиев, разрастание этих плазмодиев и вторичная дифференцировка в них элементов передней доли. Сравнивая образующуюся в результате такой перестройки структуру тансплантата со структурой нормальной передней доли гипофиза, можно заметить в опыте отклонение к эмбриональному типу строения. Передняя доля гипофиза 14—15-дневного куриного зародыша имеет очень сходную структуру. Таким образом, под влиянием гуморальных условий эмбрионального организма происходит преобразование структуры трасплантата с уподоблением эмбриональной структуре. Сохранение хромофильных элементов показывает, однако, что эта эмбриональная структура отличается от структуры взрослого гипофиза только количественно, но не качественно — уменьшаются размеры клеток, несколько меняется характер зернистости и вместо резорбировавшегося коллоида образуется новый.



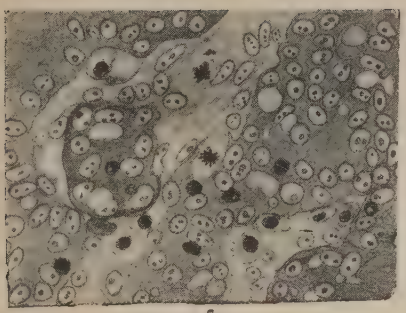
Фиг. 3



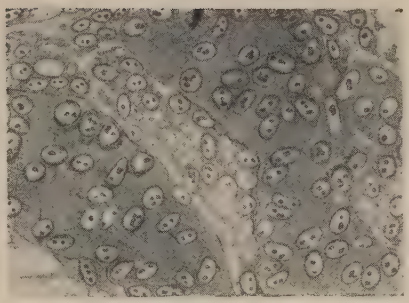
Фиг. 4

Фиг. 3. Опыт 565. Фрагмент передней доли гипофиза взрослой курицы. 6 дней развития на хориоаллантоисе. Helly, Heidenhain. Увеличение: об. апохр. Цейса 90, комп. ок. 10. Слияние клеток фолликулов в виде плазмодиальных образований: *1* — в центре еще видны остатки коллоида; *2* — коллоид полностью резорбирован; в центре сохранился аппарат замыкающих пластинок и апикальных мембран; *3* — увеличение количества ядер и развитие зернистости в протоплазме

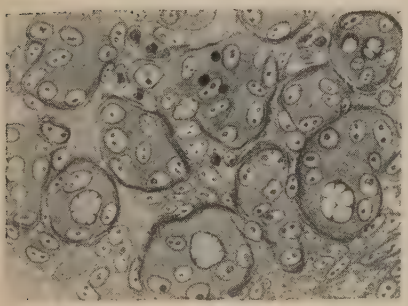
Фиг. 4. Опыт 750. Фрагмент передней доли гипофиза взрослой курицы. 30 дней развития на хориоаллантоисе (3 пассажа). Helly, Azan. Рыхлое расположение клеточных тяжей. Увеличение: об. апохр. Цейса 90, комп. ок. 15. Характерные элементы передней доли гипофиза. В базофильных клетках заметна грубая зернистость



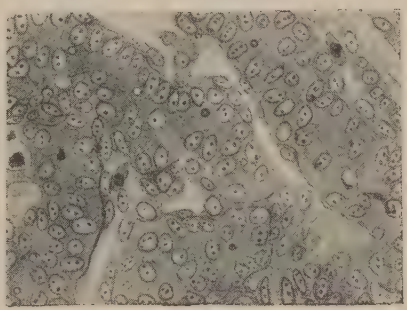
A



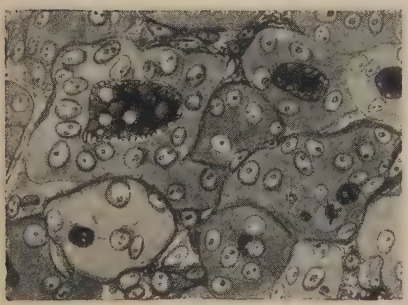
D



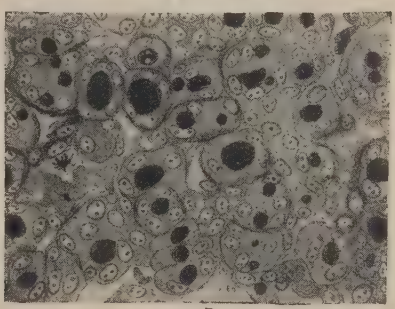
B



E



C



F

Фиг. 5. Реакция щитовидной железы куриного зародыша на воздействие пересадок передней доли гипофиза взрослой курицы. Champy, Heidenhain. Увеличение — об апохр. Цейса 90, комп. ок. 40 × *A*, *B*, *C* — опыт, *D*, *E*, *F* — контроль. *A* и *D* щитовидная железа 7-дневного куриного зародыша; *B* и *E* — щитовидная железа 8-дневного куриного зародыша; *C* и *F* — щитовидная железа куриного зародыша к концу 11-го дня инкубации. В опыте — ускорение дифференцировки и образование интрацеллюлярного коллоида, накопление экстрацеллюлярного коллоида и образования фолликулов, резорбция коллоида и увеличение высоты фолликулярного эпителия

По всей вероятности, в таком состоянии клетки гипофиза продолжают выделять гормоны. Исследование органов реципиента подтверждает это предположение.

4. Изменения щитовидной и околощитовидной желез куриного зародыша под влиянием пересадки передней доли гипофиза

В одной из своих предыдущих работ (Студитский, 1938а) я описал тиреотропную реакцию у куриного зародыша под влиянием пересадок передней доли гипофиза. У 10-дневного зародыша, на хориоаллантоидную оболочку которого были высажены фрагменты передней доли, удается обнаружить типичную тиреотропную реакцию: разжижение и вакуолизацию коллоида, увеличение высоты эпителия фолликулов и усиленную васкуляризацию щитовидной железы. Морфологическая картина не вызывает никаких сомнений в том, что железа под влиянием гормона, выделяемого трансплантатом, приходит в возбужденное состояние.

Изучая состояние щитовидной железы подопытных зародышей на последовательных этапах развития трансплантата, можно отметить, что признаки гиперфункции могут появиться под влиянием пересадки гипофиза уже на 8-й день инкубации. Щитовидная железа 7-дневного куриного зародыша состоит из тяжей, разделенных прослойками мезенхимы (фиг. 5, *D*). Капли коллоида в протоплазме клеток появляются не ранее конца 8-го дня инкубации и далеко не у всех зародышей. У подопытных зародышей процесс образования коллоида ускоряется. Во всей группе 7-дневных зародышей, подвергшихся в течение суток влиянию пересаженного гипофиза, можно обнаружить значительное количество капель интрацеллюлярного коллоида в щитовидной железе. Одновременно происходит и резорбция образующегося коллоида. Коллоидные капли сильно разбухают, разжижаются и, повидимому, эвакуируются в кровь, так что в клетках остаются пустые вакуоли (фиг. 5, *A*). Такие вакуоли в отдельных участках клеточных тяжей создают впечатление фолликулов. Однако в большинстве случаев здесь имеет место только интрацеллюлярное накопление капель коллоида, в отличие от экстрацеллюлярного образования коллоида в типичных фолликулах.

В щитовидной железе 8-дневного зародыша при нормальном развитии уже образуются капли коллоида (фиг. 5, *E*). В группе подопытных зародышей, подвергшихся 2-дневному воздействию пересадок гипофиза, начинается формирование фолликулов (фиг. 5, *B*). Вокруг крупных капель разбухшего и вакуолизированного коллоида объединяются крупные клетки, обособляясь из тяжей в виде фолликулярного эпителия. Кроме того, продолжается образование интрацеллюлярных капель коллоида, которые, судя по их вакуолизации, также разжижены. Железы подопытных зародышей уже на 8-й день инкубации значительно превышают размерами контрольные железы (фиг. 6).

Сходные соотношения обнаруживаются в подопытной и контрольной группе 9-дневных зародышей. Разница в размерах желез еще более увеличивается, количество фолликулов становится более значительным, коллоид разжижен и вакуолизирован.

На 11-й день инкубации, при нормальном развитии зародыша, начинается формирование фолликулов в щитовидной железе (фиг. 5, *F*). Фолликулы имеют незначительные размеры, эпителий фолликулов невысокий, протоплазма клеток плотная. Вокруг коллоида в протоплазме клеток еще имеются интрацеллюлярные коллоидные включения. В железах подопытных зародышей этого возраста — ярко выраженная тиреотропная реакция. Фолликулы сильно увеличены. Высота эпителия достигает 7—8 μ против 3,5 μ в контроле. Протоплазма клеток светлая. Клетки резко обособлены одна от другой. Коллоид сильно вакуолизирован. Разница в размерах

желез подопытной и контрольной групп зародышей достигает значительной величины (фиг. 7).

Эти особенности строения щитовидной железы, характеризующие ее гиперфункциональное состояние, сохраняются и в течение следующих дней развития пересадки на хориоаллантоисе. На 15-й день инкубации разница в размерах желез очень значительна (фиг. 8). Эпителий фолликулов, как и на предыдущих стадиях, в железах подопытной группы высокий. Однако процессы ускорения роста фолликулов под влиянием пересадок гипофиза несколько отличают морфологическую картину возбужденных щитовидных желез зародышей от известных морфологических проявлений тиреотропной реакции взрослого организма. Как известно, при возбуждении щитовидной железы взрослых млекопитающих и птиц, в результате резорбции коллоида, фолликулы спадаются, уменьшаясь в размерах. Действие тиреотропного гормона на щитовидную железу эмбрионального организма вызывает не только резорбцию, но и в еще большей степени усиление образования коллоида, что приводит к необычайно интенсивному росту фолликулов. Поэтому в железах подопытных зародышей фолликулы всегда крупнее, причем коллоид часто бывает плотный и не всегда вакуолизируется.

Необходимо отметить также, что часть подопытных зародышей в возрасте 15—16 дней инкубации получает размеры щитовидной железы даже меньшие, чем в контроле. Анализ этого явления дан мною в другом исследовании.

При дальнейших пассажах трансплантата щитовидная железа реципиента реагирует, главным образом, увеличением фолликулов. Высокий эпителий, индивидуализация клеток и другие признаки свидетельствуют о ее повышенной активности.

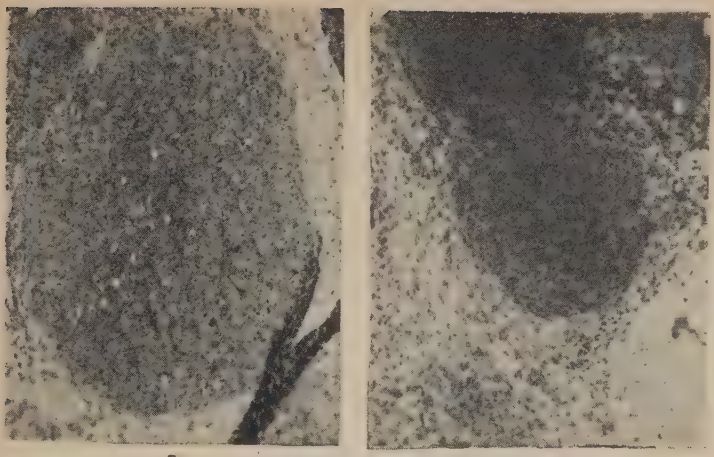
Околощитовидная железа реагирует на воздействие пересадок гипофиза увеличением в размерах, накоплением липоидных включений и ускорением дифференцировки. Разница в размерах околощитовидных желез в опыте и контроле в первые дни культивирования гипофиза на хориоаллантоисе незначительна. Но уже на 12—13-й день инкубации она совершенно очевидна. К этому же возрасту становится заметным увеличение количества жировых и липоидных включений в протоплазме клеток.

Изменения в других органах зародыша под влиянием пересадок передней доли гипофиза описаны мной в другой работе (Студитский, в печати).

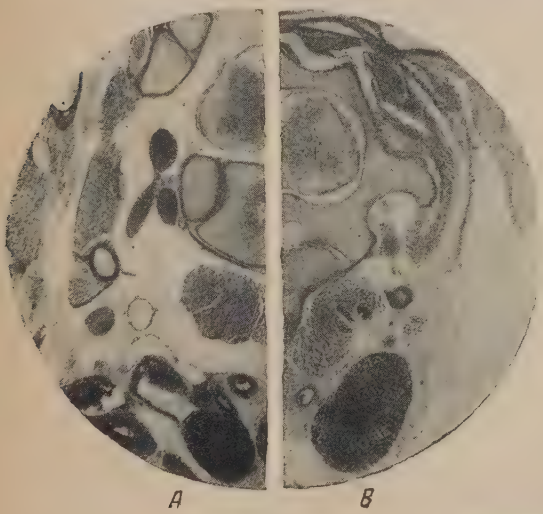
5. Обсуждение результатов опытов

Эндокринные корреляции между передней долей гипофиза и железами бранхиогенной группы подверглись в течение последних десятилетий основательному изучению. Наиболее полно обследованы отношения между гипофизом и щитовидной железой. Менее полны сведения об отношениях гипофиза с околощитовидной железой. Наконец, об отношениях гипофиза с зобной железой в литературе имеются очень противоречивые данные.

Тиреотропный гормон передней доли гипофиза стимулирует функцию щитовидной железы. Этот факт, обнаруженный еще при обследовании влияния эндокринных желез на метаморфоз и рост головастиков амфибий (Adler, 1914; Uhlenhuth a. Schwartzbach, 1927; Ingram, 1929 и многие другие в настоящее время тщательно изучен на млекопитающих (Loeb a. Basset, 1929; Aron, 1930; Janssen u. Loeser, 1931; Алешин, 1936, 1938 и др.) На воздействие тиреотропного гормона щитовидная железа отвечает характерными морфологическими изменениями, составляющими так называемую тиреотропную реакцию. Эти изменения настолько типичны, что по ним можно составить точное представление о функциональном



Фиг. 6. Щитовидная железа 8-дневного куриного зародыша под влиянием пересадки передней доли гипофиза взрослой курицы. Helly, Azan. *A* — опыт, *B* — контроль. Увеличение размеров железы. Видны фолликулы с разжиженным коллоидом



Фиг. 7. Срез через куриный зародыш на 11-м дне инкубации, на уровне расположения щитовидных желез. *A* — контроль, *B* — опыт. Увеличение железы под влиянием пересадки

Фиг. 8. Щитовидная железа 14-дневного куриного зародыша под влиянием пересадки передней доли гипофиза взрослой курицы. *A* — опыт, *B* — контроль. Сильное увеличение фолликулов, ускорение роста железы

состоянии железы. Обратные отношения — влияние щитовидной железы на гипофиз — обнаруживаются при тиреоидектомии. Еще Роджерс (Rogers, 1918), Хоскинс и Хоскинс (Hoskins a. Hoskins, 1919) обнаружили гиперплазию гипофиза у тиреоидектомированных головастиков амфибий. Характерные изменения гипофиза при тиреоидектомии у млекопитающих, отмеченные еще в прошлом столетии Роговичем (Rogowitsch, 1884) и Штида (Stieda, 1890), детально изучены в дальнейшем Траутманом (Trautmann, 1916), Лебедевой (1936), Гейером и Клаусом (Guyer a. Claus, 1937) и др.

У птиц отношения между гипофизом и щитовидной железой сходны с аналогичными отношениями млекопитающих. Экстирпация передней доли гипофиза вызывает редукцию щитовидной железы [Митчел (Mitchell, 1929); Роулэндс (Rowlands, 1938) и др.], тиреоидектомия вызывает гиперплазию передней доли гипофиза [Лекторский (Lektorsky, 1938)]. Инъекции экстракта передней доли гипофиза вызывают увеличение щитовидной железы [Ридль и его сотрудники (Riddle a. Flemion, 1928; Riddle a. Polhemus, 1928); Нэтер (Noether, 1932) Шоккерт (Schockaerth, 1932) и др.].

Отношения между гипофизом и околощитовидной железой изучены пока, главным образом, на млекопитающих. При инъекции экстракта из передней доли гипофиза удалось получить увеличение размеров и изменения в гистологической структуре околощитовидных желез крыс (Anselmino, Hoffmann a. Herold, 1934) и кроликов (Hertz a. Kranes, 1934). Кроме того, можно указать на работу Смита и Смита (Smith a. Smith, 1922), получивших уменьшение околощитовидных желез при гипофизектомии головастиков амфибий.

По эмбриональным взаимоотношениям между гипофизом и железами бранхиогенной группы литературные данные противоречивы. До последних лет прямых экспериментальных исследований этих корреляций не было. Заключения о функции той или другой железы делались исключительно на основании косвенных данных, а предположения об эндокринных взаимосвязях высказывались, главным образом, по аналогии. Материалы для суждения о функции желез внутренней секреции в течение эмбрионального развития получались тремя путями: во-первых, на основании изучения гистоструктуры развивающихся эндокринных желез; во-вторых, путем определения гормонов в железах с помощью различных биологических тестов, а также микрохимическим путем и, в-третьих, на основании исследования случайно возникающих пороков развития эндокринных органов у зародышей.

Первый способ исследования наиболее легко применим по отношению к щитовидной железе. Структура щитовидной железы позволяет судить с довольно большой степенью точности о ее функциональном состоянии. Процессы образования гормона принято связывать с накоплением коллоида в фолликулах, и процесс его эвакуации в кровь — с разжижением коллоида, сопровождающимся целым рядом характерных изменений в эпителии фолликулов. Исследование гистогенеза щитовидных желез установило, что первый процесс — накопление коллоида, а следовательно, и образование гормона — начинается во всех группах позвоночных на ранних стадиях индивидуального развития. Для млекопитающих выяснено, что коллоид в щитовидной железе появляется не позднее конца первой половины внутриутробного развития. Хогбен и Крью (Hogben a. Crew, 1923), Циммерман (Zimmermann, 1931) и другие отмечают, что у эмбрионов коровы фолликулы в щитовидной железе развиваются к концу 3-го месяца беременности. Для человеческого плода установлено, что коллоид в щитовидной железе появляется у зародыша длиной в 62—66 мм (Livini, 1922), или по крайней мере в течение первых месяцев развития [Лелькес (Lelkes, 1933)]. Бенацци (Benazzi, 1932), однако, отмечает, что у животных, эмбриональное развитие которых заканчивается рождением в

беспомощном состоянии, коллоид в щитовидной железе появляется лишь к концу эмбрионального развития. Формирование фолликулов в щитовидной железе зародышей крыс начинается только на 20-й день эмбрионального развития [Кулл (Kull, 1926)], точно так же задерживаются сроки дифференцировки щитовидной железы у эмбрионов мышей (Benazzi, 1927), кошек и т. д. Однако точных исследований гистогенеза щитовидной железы в этих группах млекопитающих в литературе нет.

У птиц гистогенез щитовидных желез исследован, главным образом, на цыпленке. Появление интрацеллюлярного коллоида в щитовидных железах эмбрионов отмечалось к концу 8-го дня [Бродвей (Broadway, 1929); Студитский, 1938], на 9-й день [Сун (Sun, 1932)], на 10-й [Гопкинс (Hopkins, 1935)] и даже на 12-й день [Иошикава (Joshikawa, 1930)] инкубации. Развитие фолликулов происходит, как указывает большинство авторов, к концу 11-го дня инкубации.

Определения содержания иода в щитовидной железе зародышей показывают, что накопление иода начинается на еще более ранних стадиях онтогенеза. Лелькес обнаружил иод в щитовидной железе человеческого зародыша размерами 14 см (4 мес. утробного развития), Фенгер (Fenger, 1914) нашел иод в щитовидной железе у 3-месячных эмбрионов коровы в количестве 0,08%, и у 3-месячных эмбрионов овцы в количестве 0,1%. Артемов и Валединская (1938) предполагают, что иод начинает накапливаться в щитовидной железе эмбрионов коровы с первых дней ее закладки, так как наличие иода удается установить у них на самых ранних стадиях онтогенеза, которые доступны для подобного исследования. У куриного зародыша первые признаки иода обнаруживаются на 11-й день инкубации [Сун (Sun, 1934)].

Исследование функционального состояния эмбриональной щитовидной железы с помощью биологических тестов также показывает, что гормон появляется в железе не позднее периода накопления первых капель коллоида. Хогбен и Крью (1923) получили ускорение метаморфоза головастиков амфибий при кормлении гипофизом 2-месячных эмбрионов коровы. Артемов и Валединская (1938) добились того же эффекта при имплантации под кожу головастикам кусочков гипофиза $2^1/_2$-месячных зародышей коровы. Шульце, Шмитт и Холдоблер (Schulze, Schmitt u. Höldobler, 1938) вызвали ускорение метаморфоза головастиков, имплантируя таким же образом кусочки гипофиза 3—4-месячного человеческого плода. Согласно Гопкинс (1935), щитовидная железа куриного зародыша начинает ускорять метаморфоз головастика при имплантации под кожу с 10-го дня инкубации.

Из изложенного видно, что накопление гормона, обладающего характерными свойствами, изученными на взрослых животных, начинается на ранних стадиях развития щитовидной железы. Остается неясным вопрос о поступлении этого гормона в кровяное русло зародышевого организма, другими словами, — о действительной функции эмбриональной щитовидной железы.

В настоящее время контроль передней доли гипофиза над функциональным состоянием щитовидной железы не вызывает сомнений. Из этого ясно, что доказательство наличия этой корреляции в эмбриональном состоянии будет служить солидным аргументом в пользу существования эндокринной функции щитовидной железы на ранних стадиях онтогенеза. Первые указания на функциональную деятельность передней доли гипофиза обнаруживаются в ее гистоструктуре. По дифференцировке типичных клеток передней доли, связанных с образованием того или иного гормона, несомненно можно судить о начале ее гормональной деятельности. К сожалению, красочные методы, применяемые в современной технике исследования, далеко не всегда позволяют уловить начальные стадии дифференцировки клеток. Клетки эмбрионального организма окрашиваются обычно нерезко, так что, возможно, на первых этапах дифференцировки перед-

ней доли различия дифференцирующихся элементов остаются не выявленными. По моим данным (Студитский, в печати), клетки передней доли гипофиза куриного зародыша очень трудно дифференциально окрасить, даже при употреблении наиболее сильно действующих красок (азан по Heidenhain; Mallory и др.). Тем не менее реакция щитовидной железы на воздействие пересадок эмбрионального гипофиза показывает, что дифференцировка в передней доле уже имеет место. И в самом деле, известное количество препаратов из большого числа обработанных объектов дает возможность обнаружить типичные клеточные элементы. Поэтому литературные данные по дифференцировке клеток эмбрионального гипофиза в большинстве случаев едва ли можно считать абсолютно достоверными. Однако в ряде работ можно найти указания на довольно раннюю дифференцировку клеток эмбрионального гипофиза. Нельсон (Nelson, 1933) описывает развитие эозинофильных и базофильных клеток у зародышей свиньи ранее достижения ими размеров 160—170 мм. Роффо (Roffo, 1931) обнаружил эозинофилы в передней доле гипофиза человеческого зародыша 9—10 см длиной. С другой стороны, имеются указания на отсутствие дифференцировки клеток передней доли гипофиза на эмбриональных стадиях развития некоторых животных. Аддисон (Addison, 1917) указывает, что у крыс хромофильные элементы в передней доле гипофиза появляются только после рождения.

Исследование содержания гормонов в передней доле эмбрионального гипофиза с помощью различных биологических тестов дает представление о том, что некоторые гормоны появляются на ранних стадиях онтогенеза. Румф и Смит (Rumph a. Smith, 1926) и Смит и Дорцбах (Smith a. Dortzbach, 1929) установили наличие гонадотропного гормона и гормона роста в передней доле гипофиза эмбриона свиньи. Незначительное содержание гонадотропного гормона обнаружил в передней доле гипофиза человеческого зародыша Филипп (Philipp, 1930).

В противоречии с данными, полученными при исследовании гистоструктуры эмбриональных желез внутренней секреции и при испытании их на содержание гормонов с помощью биологических тестов, стоят данные, полученные на патологоанатомическом эмбриональном материале. Случаи отсутствия той или иной железы внутренней секреции у человеческих зародышей не представляют большой редкости. В литературе можно найти значительное количество описаний подобных пороков развития. Большой интерес эти случаи вызывают в отношении влияния этих пороков развития эндокринных желез на общее развитие зародыша. Согласно большинству работ, отсутствие наиболее важных для взрослого организма эндокринных желез не отражается существенным образом ни на общем развитии организма, ни на развитии других желез внутренней секреции. В отношении щитовидной железы наибольшая ясность внесена исследованием Дитерле (Dieterle, 1906), который, на основании анализа литературных данных и изучения собственного материала, пришел к заключению, что эмбриональная тиреоаплазия не влияет на развитие зародыша. К тому же выводу приходит в новейшее время Ландауер (Landauer, 1928) на основании исследования структуры щитовидной железы при зародышевой хондродистрофии у кур.

Противоречия между выводами, полученными, с одной стороны, с помощью первых двух направлений исследования в области эмбриональных эндокринных корреляций и, с другой, — в результате третьего способа исследования — изучения патологоанатомического материала, могли бы быть разрешены только с помощью классического эндокринологического эксперимента с помощью экстирпаций и пересадок желез внутренней секреции. Эта методика позволила с полной ясностью продемонстрировать наличие ряда эндокринных корреляций в зародышевом развитии амфибий. Отношение между гипофизом и щитовидной железой продемонстрированы на головастиках амфибий с исключительной четкостью. Удале-

ние гипофиза вызывает редукцию щитовидной железы [Адлер (Adler, 1914)], удаление щитовидной железы вызывает гиперплазию гипофиза [Госкинс и Госкинс (Hoskins a. Hoskins, 1919)], пересадка гипофиза головастиков более молодым головастикам амфибий стимулирует развитие структуры и функции щитовидной железы [Инграм (Ingram, 1929)].

Нельзя не отметить, однако, что эмбриональное развитие амфибий существенно отличается от эмбрионального развития млекопитающих тем, что личинка амфибий представляет собой свободно подвижную и самостоятельно питающуюся форму. Немногочисленные опыты аналогичного характера, поставленные на теплокровных, как уже отмечалось раньше, привели к противоречивым результатам. Удаление эмбрионального гипофиза, по данным Фуго и Вичи и Анселя с сотрудниками, не отражается ни на общем развитии куриного зародыша, ни на состоянии его эндокринного аппарата. Однако пересадки эмбрионального гипофиза, по данным Студитского, вызывают ускорение развития и стимулируют эмбриональные функции щитовидной и околощитовидной желез. Таким образом, вопрос о дальнейшей разработке области эмбриональных эндокринных корреляций приобретает новую остроту.

Какой интерес для поставленного вопроса представляют данные, изложенные в настоящем сообщении? Мне кажется, что результаты данного исследования можно рассматривать в двух направлениях: во-первых, проанализировать явления роста и дифференцировки взрослого гипофиза в условиях эмбриональных эндокринных корреляций и, во-вторых, выяснить причины, определяющие способность щитовидной железы реагировать на воздействие гормона передней доли гипофиза на ранних стадиях развития.

Развитие фрагментов передней доли гипофиза взрослой курицы на хориоаллантоисе куриного зародыша показывает, что с первых же дней роста трансплантата гуморальные условия, в которых он развивается, приобретают существенное значение для дифференцировки клеточных элементов. Процессы появления фагоцитов, уничтожающих коллоид в фолликулах, превращения клеточных тяжей в плазмодиальные массы, способные резорбировать коллоид, и другие представляют собой результат некоторого несоответствия гуморальных условий эмбрионального организма для нормального существования комплекса элементов передней доли. Повидимому, коллоид передней доли гипофиза взрослого организма отличается от того коллоида, который начинает накапливаться в передней доле гипофиза куриного зародыша на 15-й день инкубации. Меняется также характер зернистости в клетках, вследствие чего клетки приобретают сходство с соответственными элементами эмбрионального гипофиза. В результате этих изменений образуется более или менее постоянный характер структуры трансплантата, повторяющийся в пассажах и существенно отличающийся от характера структуры нормальной передней доли гипофиза взрослой курицы. Однако было бы ошибкой рассматривать эти изменения как процессы упрощения организации, дедифференцировки сложно специализированной ткани, подобные тем процессам, которые происходят в ткани гипофиза, высаженной в культуру in vitro (Андерсон и Гаймакер, Казахара, Гайяр и др.). Из описания микроскопических картин явствует, что среди клеток трансплантата имеются все характерные элементы. Клетки располагаются тяжами. В фолликулах и по оси тяжей накапливается коллоид. Из этого следует, что в крови зародыша имеются условия для существования типичных элементов передней доли на стадии их зародышевого развития, и эти условия определяют изменения трансплантата в указанном направлении.

Правильность этого заключения подтверждается еще тем, что среди измененных клеточных форм трансплантата нет клеток, типичных для передней доли гипофиза животных с экспериментально вызванной эндокринной недостаточностью. Как отмечалось выше, удаление некоторых эндокринных желез, коррелятивно связанных с гипофизом, вызывает

характерные изменения в передней доле, описанные многими авторами. Тиреоидектомия вызывает появление «клеток тиреоидектомии», при кастрации развиваются «клетки кастрации» и т. д. Изменения в гипофизе тиреоидектомированных птиц описаны Лекторским (1938). Удаляя щитовидную железу у 20-дневных цыплят, Лекторский получил изменение в передней доле гипофиза, выражающееся в уменьшении количества эозинофильных клеток и появлении характерных вакуолизированных «клеток тиреоидектомии». В моих опытах незначительное количество клеток, сходных с «клетками тиреоидектомии», появлялось в некоторых опытах в течение первых дней культивирования фрагментов гипофиза на хориоаллантоисе (фиг. 2). В дальнейшем эти клетки исчезают и больше не появляются. Я склонен считать их дегенеративными элементами, образующимися в результате гибели части клеток после операции.

Сохранение в пересадке основных структурных элементов, хотя и в измененной, соответственно новым гуморальным условиям, форме, соответствует и сохранению эндокринной функции трансплантата. Во всех сериях опытов, в случае приживления трансплантата, щитовидная железа реципиента реагирует характерными морфологическими изменениями, свидетельствующими об ускорении дифференцировки и о резком усилении функциональной деятельности.

Из изложенного можно сделать заключение, что гуморальные условия в организме куриного зародыша на стадиях позже 8-го дня инкубации обеспечивают существование типичных элементов передней доли. Эти условия связаны с деятельностью ряда желез внутренней секреции и в первую очередь с работой щитовидной железы. Способность щитовидной железы куриного зародыша к функционированию с 8-го дня инкубации с полной убедительностью продемонстрирована описанными в настоящем сообщении опытами. Под влиянием пересадок фрагментов передней доли гипофиза в эмбриональной щитовидной железе накапливается сначала интрацеллюлярный, затем экстрацеллюлярный коллоид с образованием фолликулов, образующийся коллоид разжижается и, повидимому, выходит в кровяное русло.

Если сравнить процессы, происходящие в эмбриональной щитовидной железе под влиянием пересадок передней доли гипофиза, с теми процессами, которые характеризуют ее нормальное развитие, начиная с появления капель коллоида к концу 8-го дня инкубации и кончая характерным состоянием возбуждения перед вылуплением, то можно притти к заключению, что разница в этих процессах исключительно количественного характера. Под влиянием тиреотропного гормона накопление коллоида в протоплазме клеток щитовидной железы зародыша начинается на 12—20 часов раньше, чем при нормальном развитии. Точно так же тремя днями раньше начинается у подопытных зародышей формирование фолликулов в щитовидной железе. И, наконец, на много дней ускоряется процесс интенсивной резорбции коллоида. Однако все эти изменения щитовидной железы имеют место и при нормальном развитии, только они начинаются позднее и протекают с меньшей интенсивностью. На этом основании можно предположить, что и при нормальном развитии эти явления находятся с самого начала под контролем передней доли гипофиза. То же можно сказать и об околощитовидной железе.

Сделанное заключение заставляет одновременно притти к выводу, что первые признаки дифференцировки щитовидной железы являются признаками начала и функциональной деятельности, т. е. выбрасывания гормона в кровяное русло. Повидимому, действие гормона гипофиза на щитовидную железу не двухфазно — сначала стимуляция морфогенеза, а затем стимуляция функции. Более вероятно, что гормон гипофиза, стимулируя функцию щитовидной железы, тем самым стимулирует и морфогенез, так как морфологическое выражение функции это и есть образование фолликулов, накопление коллоида и его резорбция.

Последние заключения находятся в противоречии с выводами, сделанными на основании опытов с удалением эмбрионального гипофиза Анселем и Фуго и Вичи. К сожалению, описания состояния щитовидной железы, сделанные этими авторами в результате опытов, так кратки, что по ним трудно получить полное представление о физиологическом состоянии этого органа. Во всяком случае, эти опыты, техника которых не может вызывать восхищения, заслуживают повторения и самого внимательного исследования их результатов.

Заключение

Настоящее исследование проведено для дальнейшей аргументации существования эндокринных корреляций в эмбриональном развитии высших позвоночных. В предыдущих исследованиях автору удалось показать, что пересадки эмбрионального гипофиза на хориоаллантоис куриного зародыша стимулируют развитие структуры и функции щитовидной и околощитовидной желез. Эти результаты стоят в противоречии с патало-гоанатомическими данными об отсутствии влияния на развитие зародыша дефектов эмбриональных эндокринных органов (Дитерле, Ландауер) и с экспериментальными данными об отсутствии влияния на развитие зародыша удаления эмбриональных эндокринных органов (Ансель, Фуго и Вичи). Для выяснения правильности первоначальных выводов проведены дальнейшие исследования, изложенные в настоящем сообщении.

Фрагменты передней доли гипофиза взрослой курицы высаживались на хориоаллантоис куриного зародыша в возрасте 6—10 дней инкубации. По прошествии 6—10 дней развития на хориоаллантоисе, трансплантат вновь пересаживался на хориоаллантоис другого зародыша. Путем таких пассажей удавалось выращивать фрагмент передней доли на хориоаллантоисе в течение 30 дней. Автора интересовало: 1) отражаются ли гуморальные условия эмбрионального организма на гистоструктуре трансплантата; 2) реагируют ли эндокринные органы зародыша на воздействие трансплантата.

В первые дни развития на хориоаллантоисе некоторые из трансплантатов подвергаются частичной депрессии, которая выражается прежде всего в резорбции коллоида в фолликулах. Коллоид резорбируется, как соединительнотканными фагоцитами, так и эпителиальными клетками фолликулов, сливающимися в плазмодиальные многоядерные массы. Одновременно происходит некоторое изменение клеток, уменьшение их размеров и укрупнение базофильной и измельчание эозинофильной зернистости.

В дальнейшем в пересадке начинаются прогрессивные процессы, приводящие в результате трансплантат к некоторому стабильному состоянию, сохраняющемуся при пассажах. Плазмодиальные тяжи врастают в окружающую мягкую ткань хориоаллантоиса, в них вновь дифференцируются клетки и накапливается коллоид. При этом клетки энергично размножаются. Окончательная структура трансплантата напоминает структуру эмбрионального гипофиза, в котором, как мне удалось выяснить раньше, все типичные элементы появляются от 8-го по 14-й день инкубации. Щитовидная железа реципиента реагирует на воздействие пересаженного гипофиза ускорением дифференцировки, увеличением размеров и появлением характерных признаков повышенной функции. Коллоид в протоплазме клеток появляется у 7-дневного зародыша, а не у 8-дневного, как при нормальном развитии; накопление экстрацеллюлярного коллоида и образование фолликулов начинаются на 3 дня раньше нормы. Во всех случаях коллоид разжижен и, повидимому, поступает в кровяное русло.

Околощитовидная железа реципиента реагирует ускорением роста и дифференцировки и усиленным накоплением жировых и липоидных включений в протоплазме клеток.

Результаты опытов показывают, что в организме зародыша имеются гуморальные условия для существования типичной структуры гипофиза,

хотя эта структура отличается от структуры гипофиза взрослого организма. Принимая во внимание те изменения, которые претерпевает передняя доля гипофиза при недостаточности коррелятивно с ней связанных органов внутренней секреции (появление клеток тиреоидектомии, клеток кастрации и др.), можно сделать заключение, что некоторые гормоны в крови зародыша содержатся, так как в течение всего времени развития трансплантата на хориоаллантоисе таких изменений в нем не наблюдается.

Реакция щитовидной железы зародыша на воздействие трансплантата показывает, что она способна к функции уже с 7-дневного возраста. Поскольку действие трансплантата лишь ускоряет и усиливает те процессы, которые развертываются в щитовидной железе и при нормальном развитии, можно думать, что с самого начала дифференцировки щитовидная железа находится под контролем гипофиза.

Лаборатория гистогенеза
Института эволюционной морфологии
Академии Наук СССР

Поступило
4. XI.1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Алешин Б. В., Исследования секреторного процесса щитовидной железы, Проблемы эндокринологии, 4, 288, 1936.
2. Алешин Б. В., Тиреотропная реакция щитовидной железы. I. Развитие тиреотропной реакции, Проблемы эндокринологии, 2, 5, 1938.
3. Артемов Н. М. и Л. К. Валединская, Исследования по развитию гормональной функции на ранних стадиях онтогенеза. II. О содержании тиреоидного гормона и иода в щитовидной железе эмбрионов коровы, Бюлл. Моск. об-ва исп. природы, отд. биологии, 67, 188, 1938.
4. Лебедева Н., Гистофизиологический эффект тиреоидектомии в передней доле гипофиза крысы, Арх. анат., гист., эмбр., 15, 29, 1936.
5. Лекторский И. Н., Состояние эндокринной системы у тиреоидектомированных цыплят. I. Передняя доля гипофиза. Труды Ин-та эксп. морфогенеза, 6, 465, 1938.
6. Студитский А. Н., Рост и дифференцировка передней доли гипофиза в пересадках на хориоаллантоисе, Арх. анат., гист., эмбр., 18, 147, 1938.
7. Студитский А. Н., Тиреотропная реакция у куриного зародыша, ДАН, 20, 495, 1938a.
8. Студитский А. Н., Паратиреотропная реакция у куриного зародыша, ДАН, 20, 499, 1938b.
9. Студитский А. Н., Экспериментальный анализ роли гипофиза в развитии структуры и функции щитовидной и паращитовидной желез куриного эмбриона, Арх. анат., гист., эмбр. (в печати).
10. Addison W. H., The cell changes in the hypophysis of the albino rat after castration, J. Comp. Neur., 28, 441, 1917.
11. Adler L., Metamorphosestudien an Batrachienlarven. I. Extirpation endokriner Drüsen. A. Extirpation der Hypophyse, Arch. f. Entw.-Mech., 39, 21, 1914.
12. Ancel P., Sur le rôle de l'hypophyse et de la thyroïde dans le developpement embrionnaire des vertèbres amniotes. Conférence du College de France. Colloque international 10—19. VII. 1937. Les hormones sexuelles. Comptes rendus, Paris.
13. Anderson E. a. W. Haymaker, Elaboration of hormones by pituitary cells growing in vitro, Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med., 33, 313, 1935.
14. Anselmino K., F. Hoffmann u. J. Herold, Über parathyreotrope Wirkung von Hypophysen-Vorderlappenextrakten, Klin. Wochenschrift, 13, 45, 1934.
15. Aron M., Particularités histologique de la réaction de la thyroïde aux extraits du lobe antérieur d'hypophyse, C. R. Soc. de biol., 103, 1930.
16. Aron M., Indications apportées par la méthode des injections hypophysaire sur le fonctionnement de la thyroïde, C. R. Soc. de biol., 103, 1930.
17. Benazzi M., Primo contributo della struttura della tiroide di mammiferi negli ultimo periodi di vita fetale e nei neonati, Monitore zool. ital., 38, 24, 1927.
18. Benazzi M., Appunti sulla istofisiologica della ghiandola tiroide embrionale, Arch. ital. Anat. e di Embriol., 30, 452, 1932.
19. Broadway W., The morphogenesis of the thyroid follicles of the chick., Anat. Rec., 42, 1929.
20. Desclin L., Quelques observations à propos du rôle du systeme nerveux dans le riposte du lobe antérieur de l'hypophyse, Conférences du Collège de France. Colloque international 10—19. VII. 1937. Les hormones sexuelles. Comptes rendus, Paris.
21. Dieterle T., Die Athyreosis unter besonderer Berücksichtigung der dabei auftretenden Skelettveränderungen, sowie der differential-diagnostisch vornehmlich in Betracht kommenden Störungen des Knochenwachstums. Virchows Arch. f. path. An. u. Phys., 184, 56, 1906.

22. Dürken B., Lehrbuch der Experimentalzoologie, Berlin, 1928.
23. Engel P. u. E. Werber., Über das Wachstum der Mäusehypophyse in der Gewebekultur, Arch. f. exp. Zellf., 20, 194, 1937.
24. Fugo N. a. E. Witschi, Removal of the hypophyseal primordium in the chick, during the second day of incubation, Acta biologica latvica, 8, 73, 1938.
25. Gaillard P., Die Glandula hypophysis im Kaninchen, ihre Strukturveränderungen und ihr Einfluss auf das Wachstum von mit diesen zusammengezüchteten Kulturen osteogenetischer Zellen, Protoplasma, 28, I, 1937.
26. Guyer M. a. P. Claus, Vacuolation of the anterior pituitary gland following castration, implantation of cancer tissue and thyreoidectomy, Anat. Rec., 67, 145, 1937.
27. Haterius H., M. Schweizer a. H. Charipper, Experimental studies of the anterior pituitary. III. Observations on the persistance of hypophyseal transplants in the anterior eye chamber, Endocrinology, 19, 673, 1935.
28. Hertz S. a. A. Kranes, Parathyreotropic action of the anterior pituitary: histologic evidence in the rabbit, Endocrinology, 18, 350, 1934.
29. Hogben L. a. F. Crew, Studies on internal secretion. II. Endocrine activity in foetal and embryonic life, Brit. J. exp. Biol., I, I, 1923.
30. Hohlweg W. u. K. Junckmann, Die hormonale nervöse Regulierung der Funktion des Hypophysenvorderlappens, Klin. Wochenschr., 11, 321, 1932.
31. Hopkins M., Developpement of the thyroid gland in the chick embryo, J. Morph., 58, 585, 1935.
32. Hoskins E. a. M., Growth and development of Amphibia as affected by thyreoidectomy, J. Exp. Zool., 29, 1, 1919.
33. Ingram W., Studies of amphibian neoteny, II. The interrelation of thyroid and pituitary in the metamorphosis of neotenic anurans, J. Exp. Zool., 53, 387, 1929.
34. Janssen S. u. Loeser A., Die Wirkung des Hypophysenvorderlappens auf die Schilddrüse, Arch. f. exp. Path. u. Pharm., 163, 1931.
34a. Joshikawa, Supplementary study of the morphogenesis of the thyroid gland in the chick, J. Coll. Agric. Imp. Univ. Tokyo, II, 57, 1930, цит. по Hopkins.
35. Kantor S., Contribution à l'étude expérimentale de la tératogénèse des cyclocephales et des rhinocephales, Arch. d'anat., 24, 113, 1937.
36. Kasahara S., On the cultivation in vitro of the hypophysis, Arch. exp. Zellfersch., 18, 72, 1935.
37. Kull H., The late embryonic development of the thyroid gland of the albino rat, Anat. Rec., 32, 133, 1926.
38. Landauer W., Untersuchungen über Chondrodystrophie, III. Die Histologie der Drüsen mit innerer Sekretion von chondrodystrophischen Hühnerembryonen, Virchovs Archiv. f. path. Anat., 271, 534, 1929.
39. Landauer W., Ueber Wesen und Aetiologie der Chondrodystrophie, Klin. Wochenschr. 21, X, 2047, 1928.
40. Lelkes Z., Ueber den Jodgehalt der foetalen Neugeborenen- und Säuglingsschilddrüsen, Endokrinologie, 13, 35, 1935.
41. Livini, Die inkretorischen Organe des Menschen während der embryonälen und foetalen Periode, Arch. ital. di anat. et di embriol., 18, Suppl. 1922, цит. по Schultze, Schmitt u. Hölldsoler.
42. Loeb L. a. R. Basset, Effect of hormones of anterior pituitary on thyroid gland in the guinea-pig, Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med., 26, 1929.
43. Mitchell J. jr., Experimental studies of the bird hypophysis, I. Effects of hypophysectomy in the brown leghorn fowl, Physiol. Zool., 2, 411, 1929.
44. Nelson W., Studies on the anterior hypophysis, I. The development of the hypophysis in the pig (*Sus scrofa*) II. The cytological differentiation in the anterior hypophysis of the foetal pig, Am. J. Anat., 52, 307, 1933.
45. Noether P., Ueber die Wirkung des thyreotropen Hormons des Hypophysenvorderlappens auf das Legehuhn, Klin. Wochenschr., II, 1702, 1932.
46. Philipp E., Ueber den Zusammenhang von Histologie und innersekretorische Wirkung des Hypophysenvorderlappens, Zentralbl. f. Gynäk., 54 Jg., 3076, 1930.
47. Riddle O. a. F. Flemion, Studies on the physiology of reproduction in birds. XXVI, The rôle of the anterior pituitary in hastening sexual maternity in ring doves, Am. Journ. Physiol., 87, 110, 1928.
48. Riddle O. a. I. Polhemus, Studies on the physiology of reproduction in birds, XXXI. Effects of anterior pituitary hormones on gonads and other organ weight in the pigeon, Am. Journ. Physiol., 98, 121, 1928.
49. Rogers L. B., The effect of extirpation of the thyroid, the thymus and pituitary glands of *Rana pipiens*, J. exp. zool., 24, 1918.
50. Rogowitsch N., Die Veränderungen der Hypophyse nach Entfernung der Schilddrüse, Beitr. path. Anat., 4, 1889.
51. Rowlands I., Changes in the thyroid gland of certain mammals and birds following hypophysectomy, J. Exp. Biol., 42, 337, 1935.
52. Rumph a. P. Smith, The first occurrence of the secretory products and of a specific structural differentiation in the thyroid and anterior pituitary during the development of the pig foetus, Anat. Rec., 33, 289, 1936.

53. Schockaert J., Enlargement and hyperplasie of the thyroids in the young duck from the injection of anterior pituitary, Am. Journ. Anat., 49, 379, 1932.
54. Schulze W., W. Schmitt u. H. Hölldobler, Untersuchungen über die morphogenetische Wirksamkeit der embryonalen Schilddrüse der Säugetiere, besonders des Menschen, Endokrinologie, 2, 2, 1928.
55. Schweizer M., H. Charipper a. H. Haterius, Experimental studies of the anterior pituitary, IV. The replacement capacity and the noncyclic behaviour of homoplastic anterior pituitary grafts, Endokrinologie, 21, 30, 1937.
56. Smith P. a. Dortzbach, The first appearance in the anterior pituitary of the developping pig foetus of detectable amounts of the hormones stimulating ovarian maturity a. general body growth, An. Rec., 43, 277, 1929.
57. Smith P. a. J. Smith, The effect of intraperitoneal injection of fresh anterior lobe substance in hypophysectomized tadpoles, Anat. Rec., 23, 38, (Abstract) 1922.
58. Stieda H., Ueber das Verhalten der Hypophyse des Kaninchens nach Entfernung der Schilddrüse, Beitr. path. Anat., 7, 1890.
59. Sun T., Histophysiogenesis of the glands of internal secretion—thyroid, adrenal, parathyroid and thymus — of the chicken embryo, Physiol. Zool., 5, 384, 1932.
60. Trautmann W., Hypophysenstruktur nach Thyreoidectomie und Thyreoideokachexie, Frankf. Zeitschr. Path., 18, 1916.
61. Uhlenhuth W. a. S. Schwartzbach, The morphology and physiology of the Salamander thyroid gland, II. The anterior lobe of the hypophysis as a control mechanism of the function of the thyroid gland, Brit. J. Exp. Biol., 5, 1, 1927.
62. Welsch D., Concerning the parathyroid glands: A critical, anatomical and experimental study P. II. Anatomy, J. Anat. a. Physiol., 32, 380, 1898.
63. Wolff E., L'hypophyse et la thyroïde jouent-elles un rôle dans le déterminisme expérimental de l'intersexualité chez l'embryon de poulet? C. R. Soc. de biol., 126, 1217, 1937.
64. Wolff E. et R. Stoll, Le rôle de l'hypophyse dans le développement embryonnaire du poulet, d'après l'étude des cyclocéphales expérimentales, C. R. Soc. de biol., 126, 1215, 1937.
65. Zimmermann A., Zur Histogenese einiger Endokrinendrüsen bei Rindsfeten, Anat. Anz., 72, Ergänzungsheft, 284, 1931.

A. N. STUDITSKY. CONDITIONS DE DÉVELOPPEMENT ET DE DIFFÉRENTIATION DU LOBE ANTÉRIEUR DE L'HYPOPHYSE TRANSPLANTÉE SUR LE CHORIONALLANTOIS

RÉSUMÉ

Les expériences ci-dessus ont été menées en but de prouver l'existence de corrélations endocrines, au cours du développement embryonnaire des vertébrés supérieurs. Dans des travaux antérieurs, l'auteur a montré que la transplantation de l'hypophyse embryonnaire, sur le chorionallantois d'un embryon de poulet, stimule le développement de structure et le fonctionnement de la thyroïde et des parathyroïdes. Ses résultats sont en contradiction avec les données anatomo-pathologiques sur l'absence de l'influence des défauts des organes endocrines embryonnaires sur le développement d'un embryon (Dieterle, Landauer) de même qu'avec les données expérimentales sur l'absence de répercussion de l'ablation des organes endocrines embryonnaires sur le développement de l'embryon (Ancel, Fugo et Vitschi). Aux fins de vérifier l'exactitude des premières conclusions, des travaux ont été entrepris ensuite, et font l'objet de la présente communication.

Des fragments du lobe antérieur de l'hypophyse d'un poulet adulte ont été transplantés sur le chorionallantois d'un embryon de poulet au 6—10-e jour d'incubation. Au bout de 6 à 10 jours de développement sur le chorionallantois, le transplant était retransplanté sur le chorionallantois d'un autre embryon. Au moyen de passages successifs, on est arrivé à cultiver un fragment du lobe antérieur sur le chorionallantois pendant 30 jours. L'auteur s'est intéressé aux questions suivantes: 1) Les conditions humorales de l'embryon se répercutent-elles sur l'histostructure de transplant? 2) Les organes endocrines de l'embryon réagissent-ils à l'action du transplant?

Dans les premiers jours du développement sur le chorionallantois, quelques transplants subissent une certaine dépression qui se manifeste tout d'abord par la résorption de la colloïde des follicules. La colloïde est résorbée par les phagocytes du tissu conjonctif et par les cellules épithéliales des follicules qui se fondent en une masse plasmodiale, à noyaux nombreux. En même temps,

se produisent des modifications dans les cellules, celles-ci diminuent de dimensions, les basophiles deviennent plus gros et les granulations des éosinophiles plus fines.

Par la suite, des processus progressifs apparaissent dans le transplant et aboutissent à un état assez stable qui résiste aux repiquages. Les cordons plasmodiaux pénétrent les parties molles du chorionallantois puis les cellules se différencient de nouveaux et la colloïde s'accumule. Les cellules alors se multiplient énergiquement. La structure définitive du transplant rappelle celle de l'hypophyse embryonnaire dans laquelle, comme j'ai pu l'établir avant, apparaîssent tous les éléments typiques entre le 8-e et le 14-e jour d'incubation. La glande thyroïde du récipient réagit à la transplantation de l'hypophyse par l'accélération de la différenciation, l'augmentation de volume et l'apparition d'indices caractéristiques de fonctionnement renforcé. La colloïde du protoplasme des cellules apparait au 7-e jour et non au 8-e jour d'incubation, comme dans le développement normal; la colloïde extracellulaire s'amasse et les follicules se forment 3 jours avant la norme. Dans tous les cas, on voit que la colloïde s'est liquifiée et a sans doute passée dans le courant sanguin.

Les parathyroïdes du récipient réagissent par un développement et une différenciation plus rapides dans le protoplasme, les inclusions de graisse et de lipoïdes s'accumulent davantage.

Les résultats des expériences montrent que l'organisme de l'embryon possède les conditions humorales nécessaires pour assurer la structure typique de l'hypophyse, bien que celle-ci, au point de vue quantitatif, se distingue tant soit peu de la structure de l'hypophyse d'un organisme adulte. Prenant en considération les modifications qui subit le lobe antérieur de l'hypophyse, lorsque les liens de corrélation entre les organes endocrines sont insuffisants (l'apparition de cellules de thyroïdectomie, cellules de castration, etc.) on peut conclure que le sang de l'embryon contient déjà certaines hormones, puisque pendant tout le temps du développement du transplant on observe pas de modifications semblables.

La réaction de la glande thyroïde de l'embryon à la transplantation indique qu'elle est déjà apte à fonctionner au 7-e jour. Puisque le transplant accélère et renforce seulement les processus qui siègent dans la thyroïde, au cours du développement normal, on peut penser que, dès le début, la différentiation de la thyroïde se trouve sous le contrôle de l'hypophyse.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1, 1941 Classe des sciences biologiques

Е. В. ИВАНОВСКАЯ

ЦИТОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГИБРИДОВ ДИПЛОИДНЫХ ВИДОВ КАРТОФЕЛЯ С ТЕТРАПЛОИДНЫМИ

(*Представлено академиком* И. И. Шмальгаузеном)

Диплоидные виды картофеля, культивируемые индейцами Южной Америки, а также дикие диплоидные виды являются носителями ряда селекционно-ценных признаков. Поэтому советские селекционеры начали работу по использованию их для улучшения сортов картофеля путем межвидовой гибридизации. Так как последняя проводилась между видами, отличающимися числами хромосом, между диплоидными видами ($2n = 24$) и Solanum tuberosum ($2n=48$), то появилась необходимость цитологического изучения полученного от скрещиваний материала. В результате исследования установлено возникновение не только теоретически ожидавшихся 36-хромосомных гибридов, но и новых 48-хромосомных форм.

Первоначально были исследованы гибриды S. tuberosum L. с диплоидами S. Rybinii Juz. et Buk. и S. phureja Juz. et Buk., полученные как во Всесоюзном институте растениеводства, так и на Ленинградской зональной картофельной станции (Садовникова, 1937). S. phureja имеет высокий процент белка (по Прокошеву, до 19,56% от сухого вещества). S. Rybinii частично устойчив к вирусам и имеет короткий период покоя клубней, что важно для выведения скороспелых сортов. Кроме того, S. Rybinii дает многоклубневые гнезда, повышающие урожайность гибридов.

Число хромосом у гибридов нами было определено у 30 растений F_1 от 19 комбинаций, у 2 растений F_2 и у одного тройного гибрида F_1 (Эпикур $\times$ S. Rybinii) $\times$ Фюрстенкроне. При скрещивании во всех приводимых комбинациях получено всего по нескольку семян. В табл. 1 приведены данные подсчета числа хромосом. У некоторых растений подсчет был произведен в меристеме корешков (корешки после предварительного охлаждения фиксировались раствором Навашина, резались на 7 μ и красились железным гематоксилином по Гейденгайну), у других — в мейозисе.

Теоретически в F_1 надо было ожидать 36-хромосомное потомство. Однако большинство растений, а именно, 22 из 30, имели 48 хромосом (фиг. 1), 7 имели 36 хромосом и одно — 24. Последнее оказалось гаплоидом материнской формы сорта Аврора (Ивановская, 1939). Оба растения F_2 S. phureja $\times$ Центифолия и одно растение тройного гибрида имели также 48 хромосом (табл. 1).

Числа хромосом 37, 49, 50 зависят от числа хромосом в гамете селекционного сорта. Эти гаметы могут нести, кроме 24, также 25 и 26 хромосом.

36-хромосомные гибриды стерильны, многие из 48-хромосомных образовывали ягоды от естественного самоопыления.

Как могли возникнуть 48-хромосомные формы? Возможность их возникновения от случайного самоопыления tuberosum в результате несовер-

Таблица 1

№ п/п	Комбинация	№ сеянца	Число хромосом	Где определено число хромосом
1	Мэджестик × S. Rybinii	3	48	Корешок
2	» × S. Rybinii	4	48	»
3	Джентльмен × S. Rybinii	1	48	»
4	» × S. Rybinii	4	48	»
5	Маульс Эрли Тор бред × S. Rybinii	1	49—50	»
6	Император × S. Rybinii	1	48—49	»
7	» × S. Rybinii	2	36—37	»
8	» × S. Rybinii	4	48	Пыльник
9	» × S. Rybinii	5	37	Корешок
10	Грэт-Скот × S. Rybinii	1	36	»
11	Аврора × S. Rybinii	1	24	»
12	Берлихинген × S. Rybinii	—	36	»
13	S. Rybinii × Петроний	2	48	»
14	S. Rybinii × Гинденбург	1	48	»
15	S. Rybinii × »	2	48	»
16	S. Rybinii × »	3	48	Пыльник
17	S. Rybinii × Юбель	1	36	»
18	S. Rybinii × »	2	36	Корешок
19	Грет-Скот × S. phureja	1	48	»
20	Император × S. phureja	2	36	»
21	Кореневский × S. phureja	1	48	»
22	S. phureja × Розафолия	—	48	»
23	S. phureja × »	2	48	Пыльник
24	S. phureja × Петроний	—	48	Корешок
25	S. phureja × Эпрон	—	48?	»
26	S. phureja × Бузола	1	48	»
27	S. phureja × »	2	48	»
28	S. phureja × »	5	48	Пыльник
29	S. phureja × Зикинген	1	48	Корешок
30	S. phureja × Алиса	2	47—48	»
31	F_2S. phureja × Центифолия	4	48	»
32	F_2S. phureja × »	4	48	»
33	(Эпикур × S. Rybinii) × Фюрстенкроне	—	48	»

шенной кастрации исключается, так как 48-хромосомные формы имеются и в тех комбинациях, где матерью является диплоид, и даже в большем проценте. Так, из 14 растений, у которых матерью является tuberosum,— 9 имеют 48 хромосом, а из 15 растений, у которых матерью является диплоид,—13 имеют 48 хромосом. При этом tuberosum, как Грэт-Скот, Джентльмен, Император и другие, имеют стерильную пыльцу и не образуют естественно ягод.

Все исследованные гибриды, где мать — S. phureja — имеют только 48 хромосом.

Такой большой процент 48-хромосомных форм в F_1 и особенно в комбинациях, где мать диплоид, уже один говорит за то, что мы действительно имеем дело с 48-хромосомными гибридами. Это подтверждается и их морфологическим анализом.

S. Rybinii имеет многократно ветвистый стебель, слабо рассеченные листья, белый венчик с бледнорозовой окраской с нижней стороны, пигментированную чашечку, окрашенное сочленение на цветоножке. Клубни круглые, желтые. У S. phureja — доли листа узкие, конечная доля по ширине не отличается от боковых, чашечка двугубая, характерно окрашенная антоцианом. Венчик интенсивно красно-фиолетовый. Растение пигментировано. Клубни удлиненные, бугристые с глубокими глазками, окрашены антоцианом (Букасов, 1937).

Морфологическая характеристика гибридов (Садовникова, 1937) следующая.

F_1 гибридов с S. Rybinii и S. phureja «ближе стоит к S. tuberosum. Кусты в большинстве своем мощные», «с большим количеством пазушных побегов. При анализе отдельных частей куста у гибридов часто встречаются некоторые особенно характерные признаки, указывающие на их гибридное происхождение. Так, у гибридов S. Rybinii очень часто белый цветок имеет характерную для S. Rybinii розовую окраску на нижней стороне венчика, пигментированную чашечку и кольцо пигмента на цветоножке». «Большинство гибридов Rybinii имеет слабопигментированный куст и, за очень редким исключением, белый венчик. Характерной особенностью гибридов Rybinii является наличие большого количества стеблей и пазушных побегов, даже в комбинациях с ранними сортами»; «встречаются растения с исключительно продолжительным и обильным цветением в несколько ярусов». «Клубни гибридов с Rybinii преимущественно неокрашенные».

Фиг. 1. Соматическая пластинка S. phureja × Зикинген (2n = 48)

«Гибриды S. phureja характеризуются сильной пигментацией куста и почти всегда окрашенным цветком». «Клубни в большинстве случаев окрашенные, красные, синие или пятнистые». Форма клубней, за редким исключением, плохая, уродливая, бугристая, с глубокими глазками.

Таким образом, морфологическая характеристика подтверждает, что эти растения несомненно являются гибридами.

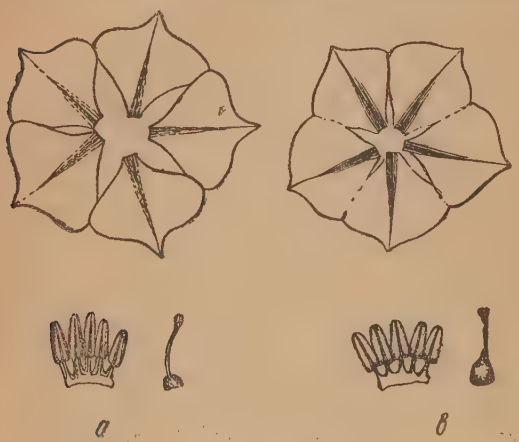
Нами были описаны более детально один 36-хромосомный гибрид и четыре 48-хромосомных.

Грэт-Скот × S. Rybinii, 2n = 36. Почти по всем признакам доминирует Грэт-Скот. Бутоны опадают, как и у Грэт-Скота, но ветвление — типа Rubinii. Гибрид образует очень мало мелких желтых клубней со слабым розоватым окрашиванием в глазках, как у Rybinii. Растение мощное вследствие гетерозиса.

Грэт-Скот × S. phureja, 2n = =48. Гибрид имеет признаки Грэт-Скота, а именно, тип листа и круглую форму клубней. Имеются также признаки S. phureja — пигментированный стебель, полулежачий куст, утолщения в узлах стебля, яркие свекольно-красные пятна на клубнях и окраска глазков в красный цвет. Принимая во внимание, что окраска клубней у селекционных сортов доминирует (Krantz, 1932), окраску у гибрида нужно признать идущей от S. phureja, так как Грэт-Скот получен от скрещивания двух сортов с неокрашенными клубнями (Император × Чемпион) и сам имеет неокрашенные клубни.

Фиг. 2. Лист: *a*—S. phureja; *b*—Зикинген и c—F_1 S phureja × Зикинген (2n = 48)

S. phureja × Зикинген, 2n = 48. Значительное количество признаков промежуточное. Так, доли листа у гибрида более узкие (отношение ширины к длине 1 : 2,3), чем у Зикингена (1 : 2), и менее, чем у S. phureja (1 : 2,8 — 3) (фиг. 2). Основание долей прококлиновидное (как у S. phureja) или приближается к сердцевидному (как у Зикингена). Вершина долей менее острая, чем у Зикингена, и более острая, чем у S. phureja. Признаки Зикингена у гибрида — слабо рассеченный лист, непигментированный стебель, синевато-зеленая окраска листьев. Признак, характерный для S. phureja — конечная доля не отличается по ширине от боковых.



Фиг. 3. Детали цветка: *а*—Гинденбург и *b*—F_1 S. Rybinii × Гинденбург с-1 (2n = 48)

S. Rybinii × Гинденбург, 2n = 48. Оба описанных гибрида (с-1 и с-2) имеют мощный раскидистый куст с полулежачим стеблем. В листе имеются признаки Гинденбурга. Оба растения урожайны. В 1938 г. на растении с-1 ягод не было обнаружено, а с-2 образовал 7 многосемянных ягод. В 1939 г. оба растения обильно образовали ягоды. По цветку растения отличаются друг от друга, но и у того, и у другого имеются признаки S. Rybinii, у с-1 признаков S. Rybinii больше.

У с-1 чашечка по форме близка к Rybinii, но крупнее. Белая окраска венчика, тупые и низкие акумены, невысокий прямой столбик, — как у Rybinii (фиг. 3). Лопасти венчика широкие, как у Гинденбурга.

У с-2 чашечка типа tuberosum. Бледнокрасно-фиолетовая окраска венчика с белыми акуменами, круглая форма завязи, длинный и слабо искривленный столбик — признаки Гинденбурга. Небольшие акумены с тупым углом, короткие тычиночные нити, закругленная форма пыльников — признаки Rybinii. У этого растения в 1938 г. наблюдалось скручивание листьев. В начале сентября 1939 г. верхушки некоторых стеблей имели нормальный вид, а нижние листья были скручены.

Таким образом, этот анализ еще раз подтверждает, что здесь действительно гибриды.

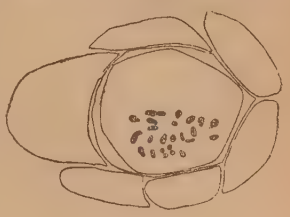
Возникшие 48-хромосомные гибриды можно разделить на 2 группы: 1) мать диплоид, 2) мать тетраплоид. Для первой группы теоретически возможен случай андрогенеза, если бы хромосомы матери погибли, а от отца была получена нередуцированная гамета. Но, во-первых, массовый нередуцированный андрогенез (у 22 из 30) мало вероятен и, во-вторых, морфологический анализ не дал картины отца, каковая должна была бы быть при андрогенезе.

Для второй группы теоретически не исключена возможность возникновения тетраплоида от нередуцированной гаметы, иначе говоря, в результате нередуцированного партеногенеза [наличие диад в микроспорогенезе селекционных сортов отмечалось многими авторами (Рыбин, 1933 и др.); теоретически диады должны встречаться и в яйцеклетках], в особенности если данный сорт вообще стерилен, но тогда потомство не будет иметь признаков гибридов диплоидного вида.

Единственный путь возникновения 48-хромосомных гибридов — соединение нередуцированной гаметы со стороны диплоида и нормальной редуцированной гаметы со стороны тетраплоида. Таким образом, мы имеем

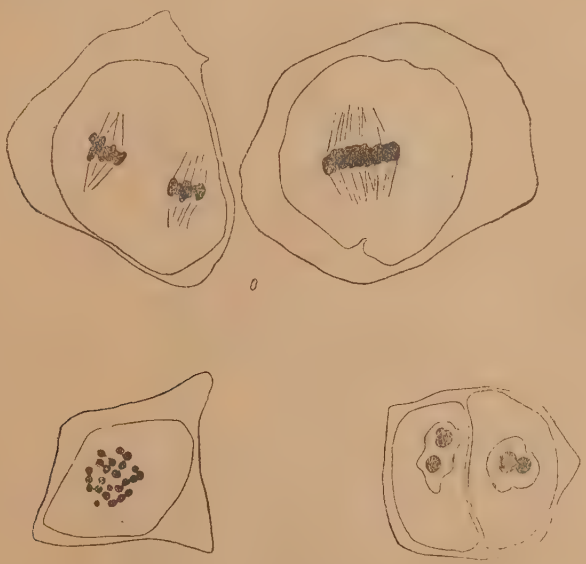
возникновение в результате гибридизации большого количества «гемиолодиплоидов» (т. е. «полуторных» диплоидов или «сесквидиплоидов»).

Такие растения особенно ценны для селекции, так как тетраплоиды, по гипотезе Букасова, не должны быть склонны к вырождению, которому подвергаются все известные культурные триплоиды (Букасов, 1938). Затем, благодаря тетраплоидии, полученные формы будут несравненно лучше скрещиваться, чем ожидавшиеся триплоиды, что необходимо для дальнейших селекционных работ. Многие гемиолодиплоиды имеют, как уже упоминалось, естественное ягодообразование. И, кроме того, наличие в гибридах двух геномов от диплоида, т. е. 24 хромосом, увеличивает количество морфологических и, очевидно, также и селекционно-ценных признаков диплоида, по сравнению с гибридом, имеющим от диплоида один геном, т. е. 12 хромосом (скрещивание S. Rybinii × S. leptostigma).



Фиг. 4. Макроспорогенез у S. Rybinii, метафаза II деления с соматическим числом хромосом

Известно много случаев возникновения гибридов при участии диплоидной гаметы. Подобные явления наблюдались при гибридизации Nicotiana Tabacum и N. rustica (Рыбин, 1927), при скрещивании Prunus avium диплоидной черешни с Prunus cerasus тетраплоидной вишней (Schiemann, 1932), при скрещивании Rubus rusticanus var. inermis Willd. с Rubus thyrsiger Bab. (Crane a. Darlington, 1927), при скрещивании Rubus idaeus × × Rubus caesius (Розанова, 1934).

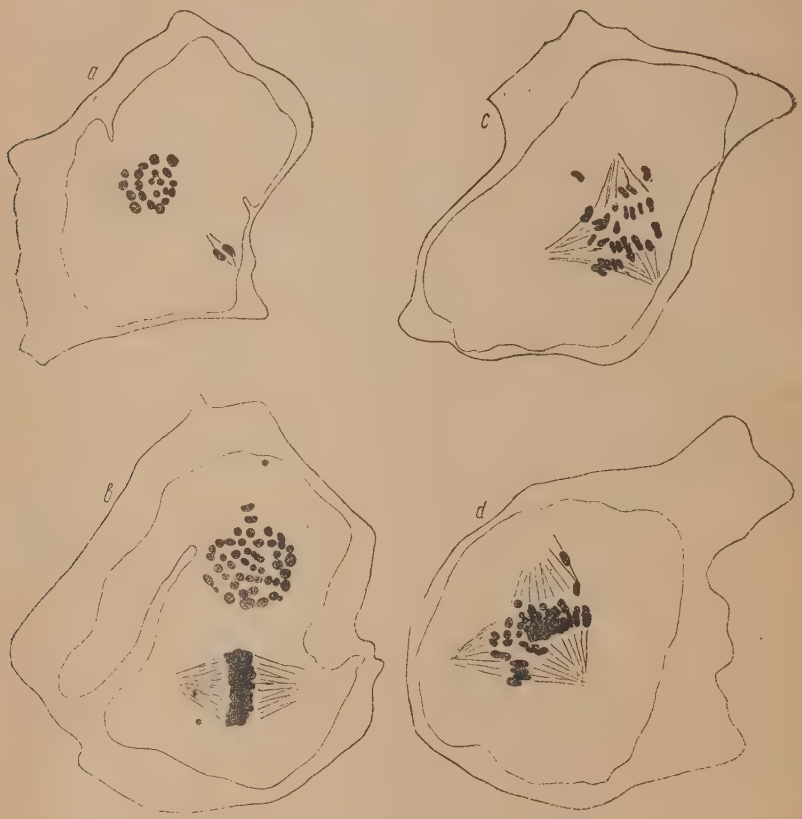


Фиг. 5. Микроспорогенез у S. Rybinii: *a*—метафаза II деления с соматическим числом хромосом, с экватора, рядом метафаза II деления с гаплоидным числом хромосом; *b*—метафаза II деления с соматическим числом хромосом, вид с—полюса; *c*—диада

Неоднократно упоминалось об участии нередуцированной гаметы при гибридизации в гибридах картофелей. Сидоровым (Букасов, 1938) и Николаевой (Ассеева, 1937) получены гибриды S. Antipowiczii и S. ajuscoense с S. tuberosum, причем от дикаря получена нередуцированная гамета.

Подобный же случай описан Ивановым (1939). На аналогичный нашему случаи указывают Оппенгеймер (Oppenheimer, 1933) и Пропах (Propach, 1938) в скрещивании S. chacoense Bitt.×S. tuberosum L.

Для выяснения вопроса о возникновении диплоидных гамет у S. Rybinii и S. phureja нами был исследован их мейозис. В метафазах I или



Фиг. 6. Микроспорогенез у S. Rybinii: *a* и *b*—гигантская клетка на двух срезах с четырьмя метафатическими пластинками на двух срезах; *c* и *d*—гигантская клетка с трехполярным веретеном на двух срезах

ранних анафазах I в семяпочке у S. Rybinii наблюдались отдельности на веретене у центров, в количестве 1—2. Иногда это можно было считать результатом разновременного расхождения, но иногда отдельности находились только у одного центра. Встречались мета-анафазы с числом хромосом, близким к соматическому, и один раз была обнаружена пластинка метафазы II с соматическим числом хромосом (фиг. 4). Наблюдалась дифференциация двух материнских клеток зародышевого мешка в одной семяпочке. На стадии тетрад часто встречалась дегенерация зародышевого мешка; в одном случае не было обнаружено дегенерации колпачка, хотя зародышевый мешок дегенерировал.

При анализе микроспорогенеза рядом с правильно, или почти вполне правильно, протекающим делением, так как наблюдались метафазы I с 13 и 14 отдельностями, встречались и мета-анафазы. Последние вели к образованию в метафазах II соматического числа хромосом (фиг. 5, *a*, *b*). Наблюдалось соприкосновение двух метафаз II с гаплоидным числом хромосом. В стадии тетрад встречались диады (фиг. 5, *c*), но очень редко

(около 0,5%). В разных гнездах наблюдалось разное количество пластинок с соматическим числом хромосом. Несколько дегенерирующий вид гнезда (темная окраска гнезда на постоянных препаратах, наличие клеток, где хроматин имеет вид темного нерасчлененного клубка) сопровождался наличием таких пластинок, но встречались они и во вполне нормальных гнездах. Часть пыльцы (около $^1/_3$) — абортивная, следовательно, набор ее нежизнеспособен или же здесь имеет место факториальная гибель.

Фиг. 7. Микроспорогенез у S. phureja — диада (ацетокарминовый препарат)

В мейозисе у S. Rybinii, в пыльниках, наблюдалось образование гигантских клеток, по размеру значительно превышающих нормальные (фиг. 6). Такие клетки получились, вероятно, или в результате необразования клеточных перегородок в делениях, предшествовавших мейозису, или в результате чем-то вызванного слияния клеток. Оболочки этих клеток угловатые. В одной клетке 4 метафатические пластинки: одна (фиг. 6, *а*) имеет 21 отдельность; вторая (фиг. 6, *а*) имеет только 2 и расположена у самой стенки клетки, видны нити веретена; третья (фиг. 6, *b*) 44 плюс 2, которые лежат несколько выше пластинки и боком, и четвертая (фиг. 6, *b*) видна с экватора, в ней приблизительно также около 40 отдельностей. Во второй клетке (фиг. 6, *c*, *d*) одно трехполярное веретено. На нем основное количество отдельностей расположено в двух почти перпендикулярных плоскостях; остальные раскиданы вокруг этой массы на веретене. Эта клетка, так же как и предыдущая, расположена на двух срезах, в ней в сумме около 70 отдельностей. Гигантские клетки окружены нормальными клетками с телофазой II деления. Соответствуют ли указанные пластинки I или II делению,— сказать трудно. Возможно, что это запоздавшее I деление. Получающиеся из таких клеток пылинки, очевидно, будут нежизнеспособными.

У S. phureja в семяпочках наблюдалась дифференциация нескольких материнских клеток зародышевого мешка. В пыльниках изредка встречались дегенерирующие гнезда. Иногда в метафазе I, в пыльниках, можно было видеть 2—3 отдельности у стенки клетки. Обнаружены мета-анафазы с соматическим числом хромосом. Диады наблюдались, но очень редко (фиг. 7), чаще встречались монады.

Таким образом, цитологический анализ диплоидных родителей показал образование у них диплоидных гамет, правда, в очень небольшом количестве, и, следовательно, подтвердил правильность отнесения 48-хромосомных форм к гемиолодиплоидам. Произведенный же нами анализ потомства от скрещивания S. phureja с S. Rybinii и с некоторыми другими диплоидами, показал только диплоидное потомство. Эти факты указывают на имеющееся тут избирательное оплодотворение. Является интересным малое количество диплоидных гамет и большой процент таких гамет в зиготах при скрещивании с тетраплоидом. В связи с этим стоит малосемянность ягод от таких скрещиваний.

Мейозис триплоидного потомства от скрещивания S. Rybinii и S. phureja с S. tuberosum протекает с большей или меньшей степенью правильности. Число отдельностей в метафазе I колеблется около 20. Конъюгируют, очевидно, хромосомы Rybinii с хромосомами tuberosum. На такую конъюгацию указывает расщепление в F_2 48-хромосомного гибрида. У него конъюгируют, очевидно, 24 Rybinii с 24 tuberosum. Оставшиеся хромосомы tuberosum (у триплоидного гибрида) частью присоединяются к бивалентам, образуя триваленты, частью дают унивалеиты. Небольшое количество унивалентов в метафазах делает возможным предположение, что они образуют также и биваленты.

У гибрида S. Rybinii × Юбель с-2 ($2n = 36$) деление более правильное, чем у остальных триплоидных гибридов. Выброшенных отдельностей

в метафазе I обычно 0—1—2. Встречаются мета-анафазы и соприкосновение двух метафаз II, в результате чего получается небольшой процент (около 2%) диад. У другого растения этой же комбинации, у с-1 (2n = =36), в клетках двух гнезд встретилась перетяжка ядра и протопласта. Ядро в стадии диакинеза (фиг. 8). О случае амитоза упоминают Левитский и Бенецкая (1927) у сорта Вольтман.

Фиг. 8. Перешнуровка протопласта и ядра в стадии диакинеза у S. Rybinii × Юбель с-1 (2n = 36)

Фиг. 9. Ядрышки на веретене в телофазе I деления у Грэт-Скот × S. Rybinii (2n = 36)

У гибридов Грэт-Скот × S. Rybinii и Берлихинген × S. Rybinii (у обоих 2n = 36) деление очень неправильное. Встречаются наряду с бивалентами триваленты, тетраваленты; выкинутых и отставших отдельностей до 7. У первого гибрида в телофазах I с нормальным числом хромосом наблюдалось сжатие протопласта и вообще дегенерирующий вид клеток. В этом же растении, в одном гнезде, в целом ряде клеток, находящихся в стадии телофазы I, наблюдалось интересное явление — в середине между центрами, среди нитей веретена были найдены ядрышки (фиг. 9). у Берлихинген × S. Rybinii встречались метафазы II с очень большими неправильностями — в виде двух групп разбросанных отдельностей. Иногда встречалось соприкосновение двух метафаз II. У двух последних гибридов большое количество мета-анафаз и метафаз с соматическим числом хромосом, иногда они сплошь занимали все гнездо.

Цитологический анализ некоторых 48-хромосомных форм показал, что у S. Rybinii × Петроний с-2, S. Rybinii × Гинденбург с-3, S. phureja × × Розафолия; S. phureja × Бузола мейозис протекает в основном правильно, иногда в небольшом числе образуются триваленты, тетраваленты и унивалеты. У S. Rybinii × Гинденбург наблюдалось деление унивалентов. У гибрида S. phureja × Розафолия в метафазе I наблюдалось несколько отдельностей, значительно более крупных, чем остальные. У Император × × S. phureja с-4 мы наблюдали только II деление. Оно протекает очень неправильно. Часто метафазы II представляют собою — 2 полусоединенные группы хромосом. Есть метафазы с соматическим числом хромосом. Телофазы II только с двумя центрами. В результате — почти сплошь диады, иногда до конца не разделенные. Такое же массовое образование диад наблюдается и у Император × Rybinii с-1.

В 1939 г. нами была высажена часть семян, полученных от естественного самоопыления F_1 Rybinii × Гинденбург. В парнике на растения F_2 напал клещ. Некоторые сеянцы, имевшие клещей, обнаружили при этом скручивание листьев, но затем многие из них поправились.

Наблюдая за дальнейшим развитием растений F_2, можно было заметить, что незначительный вначале процент хлорозных, заболевших скручиванием, отставших в развитии растений все увеличивался. К моменту выкопки вполне здоровыми выглядели только 6 растений из 55. Значительная часть растений оставалась карликовыми (фиг. 10). 16 растений из 55 не превышали 15 см высоты.

На это указывает и Садовникова (1937): «Сеянцы второго поколения гибридов были развиты значительно слабее и резко выделялись по об-

щему виду в поле. Здесь наблюдалось значительное количество выпадов и часто слабое угнетенное состояние кустов».

Одновременно в F_2 наблюдалось расщепление по признакам цветка и некоторое расщепление по листу.

Конъюгация хромосом в F_1 могла происходить либо: 12 Rybinii с 12 Rybinii и у tuberosum автосиндез, либо 24 Rybinii с 24 tuberosum.

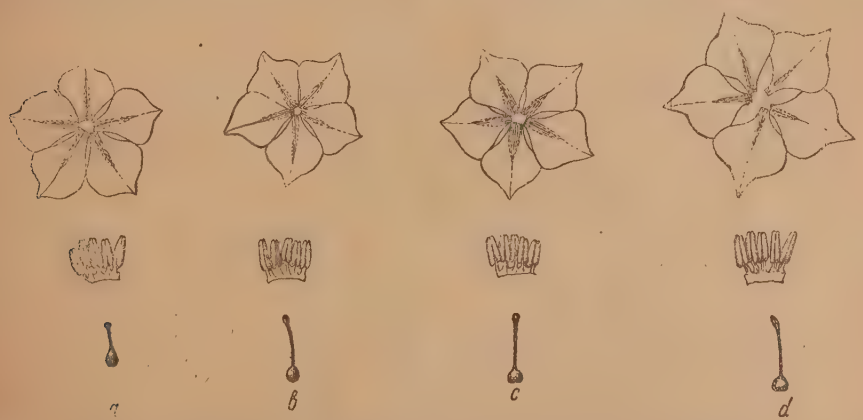
В первом случае потомство было бы промежуточным и более или менее однотипным. Наблюдающееся расщепление на признаки родительских видов говорит за второй случай.

Фиг. 10. Карликовое растение F_2 S. Rybinii × Гинденбург

Наличие угнетенных и карликовых растений говорит за плохую взаимозаменяемость элементов Rybinii и tuberosum и указывает на отдаленность их геномов, несмотря на их относительно хорошую конъюгацию. Второй тип конъюгации, благодаря разнообразию образующихся гамет, является более выгодным для селекционных скрещиваний, так как при первом типе конъюгации F_1 давало бы однотипные гаметы.

Заинтересовавшись возникновением 48-хромосомных форм, мы исследовали также другие гибриды диплоидов с тетраплоидами, полученные в отделе клубнеплодов ВИР.

S. Rybinii × S. leptostigma Jus. (S. leptostigma имеет $2n = 48$). Исследовано 4 сеянца. с-1, с-2 и с-3 похожи между собой и имеют значительно больше признаков S. Rybinii, чем с-4. Первые три сеянца имеют развалистый куст, более мелкие и более слабо рассеченные, чем у S. lepto-



Фиг. 11. Детали цветка: *a*—S. Rybinii; *b*—S. Rybinii × S. leptostigma с-1 ($2n = 48$) *c*—S. Rybinii × S. leptostigma с-4 ($2n = 36$) и *d*—S. leptostigma

stigma листья. В цветках с-1, с-2 и с-3 имеются следующие признаки S. Rybinii: белый венчик с бледнорозоватым окрашиванием с нижней стороны, тупые и низкие акумены, пологая или слабо покатая форма плеч (у S. leptostigma покатая), очень короткие и широкие тычиночные нити, закругленные камеры пыльников (фиг. 11).

В отличие от первых трех сеянец 4 является почти копией отца — прямостоячий куст, характерный лист, крылатость стебля. В цветке с-4 обнаружены признаки S. Rybinii — более тупая форма акуменов, округлое рыльце, тогда как S. leptostigma имеет характерную форму рыльца — вытянутую и заостренную вверху.

По признакам чашечки и форме завязи у всех четырех гибридов доминирует S. leptostigma, остается также характерная для S. leptostigma длина столбика — пестик возвышается над колонкой тычинок на 5—7 мм. Формы рыльца у всех гибридов, как у S. Rybinii. Цветки у гибридов белые. У всех гибридов наблюдался гетерозис. У всех растений обнаружена длинноосевая форма соцветия с большим периодом цветения, в каждой оси насчитывается до 15 цветков.

Первые три гибрида обильно образовывали многосемянные ягоды, с-4 был стерильным.

В соответствии с приведенной морфологической характеристикой гибридов S. Rybinii × S. leptostigma и данными об их фертильности, число хромосом у с-1, с-2 и с-3 было определено 2n = 48, и у с-4 равным 2n = 36 (определялось в мейозисе при помощи ацетокарминового метода).

Таблица 2

№ п/п	Комбинация	№ сеянца	Число хромосом	Ягодообразование
1	Зандкроне × S. gibberulosum * Juz. et Buk.	a-1	36	
2	Зандкроне × S. gibberulosum Juz. et. Buk.	b-1	36	
3	Зандкроне × S. gibberulosum Juz. et Buk.	b-2	36	
4	Фойергольд × S. gibberulosum	-1	36	
5	Фойергольд × S. gibberulosum	-3	36	
6	Юпитер × S. gibberulosum	b-1	—	Образов. ягоды
7	S. catarthrum * Juz. × × S. tub. v. multibaccatum	-1	48	
8	S. catarthrum × Бетуля	-1	48	Образов. ягоды
9	Зандкроне × S. catarthrum	b-1	36	

* 2n = 24, дикие виды.

Интересно отметить, что S. leptostigma поражен скручиванием листьев, гибриды же, особенно 48-хромосомные, были здоровы.

Морфологический анализ этой семьи подтверждает предположение об увеличенном количестве признаков диплоидного родителя в 48-хромосомном потомстве по сравнению с 36-хромосомными.

Нами был также произведен подсчет в мейозисе (с ацетокармином) числа хромосом у следующих гибридов (табл. 2).

У гибридов S. gibberulosum доминирует лист S. gibberulosum. Из 6 исследованных гибридов S. gibberulosum только один давал ягоды, но у него как раз не удалось подсчитать число хромосом. По всей вероятности, оно равно 48.

Гибридов S. catarthrum × × Бетуля было исследовано пять. Все сеянцы однотипны и все образуют ягоды. Подсчитать число хромосом удалось только у одного, оно оказалось равным 48; очевидно, у остальных четырех то же число.

Все приведенные факты показывают частоту возникновения гемиолодиплоидов.

Выводы

1. При скрещивании диплоидных видов картофелей (культурные виды S. Rybinii и S. Phureja) с тетраплоидными (S. tuberosum), кроме ожидаемого 36-хромосомного потомства, в большом количестве (22 из 30) получаются 48-хромосомные формы.

2. Морфологический анализ этих растений, цитологическое исследо-

вание диплоидных родителей, обнаружившее в макроспорогенезе и в микроспорогенезе гаметы с соматическим числом хромосом и диады, и, наконец, наличие большого количества 48-хромосомных форм,— все это указывает, что последние действительно являются гибридами.

Настоящие гибриды получились от соединения нередуцированной гаметы диплоида и нормальной гаметы тетраплоида, и, следовательно, могут быть названы гемиолодиплоидами («полуторными»).

3. Факт наличия в потомстве от скрещиваний между диплоидами лишь 24 хромосомных растений говорит о том, что здесь имеет место избирательное оплодотворение. В скрещиваниях диплоидов между собой образуется 24-хромосомное потомство, а в скрещиваниях диплоидов с тетраплоидами — большой процент 48-хромосомных форм. В то же время, процент образования у диплоида гамет с соматическим числом хромосом чрезвычайно низок (около 0,5%).

4. Полученные гемиолодиплоиды должны представлять большую ценность для селекции. Совмещая в себе два генома диплоидного родителя, они несут большее количество ценных признаков диплоида по сравнению с 36-хромосомным потомством (скрещивание S. Rybinii × S. leptostigma). Затем они будут несравненно лучше скрещиваться, чем триплоиды, что необходимо для дальнейших селекционных работ. И, наконец, благодаря своей тетраплоидной природе они должны быть менее склонны к вырождению, чем триплоиды.

5. В 36-хромосомном F_1 мейозис протекает с большей или меньшей степенью правильности. Число отдельностей в метафазе I колеблется около 20. Конъюгация происходит, очевидно, между хромосомами S. Rybinii и хромосомами S. tuberosum. Характер конъюгации указывает на возможность соединений в пределах одного генома tuberosum (т. е. 12 хромосом).

У многих 36-хромосомных F_1 наблюдается массовое возникновение метафаз с соматическим числом хромосом и затем диад.

6. У гемиолодиплоидов относительно правильная конъюгация. Иногда встречались триваленты и тетраваленты, унивалентs встречались часто.

7. У F_1 S. Rybinii × Hindenburg — угнетенное потомство и вместе с тем расщепление (по цветку и листу). Факт расщепления по родительским признакам говорит за конъюгацию 24 хромосом Rybinii с 24 хромосомами S. tuberosum (при конъюгации 12 Rybinii с 12 Rybinii и у tuberosum автосиндез было бы в этом отношении константное потомство).

Факт угнетенного состояния F_2 говорит о плохой взаимозаменяемости элементов Rybinii и tuberosum и, следовательно, за отдаленность их, несмотря на конъюгацию их геномов.

8. Исследование F_1 гибридов от скрещивания S. tuberosum с дикими диплоидами S. gibberulosum и S. catarthrum показало, что явление возникновения гемиолодиплоидов встречается и здесь. Частота его зависит от природы компонентов, участвующих в скрещиваниях.

В заключение выражаю глубокую благодарность моим руководителям С. М. Букасову и Г. А. Левитскому, а также В. И. Садовниковой, предоставившей нам гибриды для цитологического анализа.

Отдел клубнеплодов
Всесоюзного института растениеводства
Ленинград

Поступило
3.V.1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Ассеева Т. В., Генетика картофеля, Картофель, ср. 139—167, 1937.
2. Букасов С. М., Селекция картофеля, овощн. и бахчев. культур, Теорет. основы селекции растений, III, разд. 1, 3—76, 1937.
3. Букасов С. М., Межвидовая гибридизация картофеля, Изв. АН СССР, серия биолог., 3, 711—722, 1938.
4. Иванов В. И., К образованию полиплоидных форм в роде Solanum sect. Tuberarium, Докл. АН СССР, XXIV, 5, 485—487, 1939.
5. Ивановская Е. В., Гаплоидное растение S. tuberosum, Докл. АН СССР, XXIV, 5, 488—491, 1939.
6. Левитский Г. А. и Г. К. Бенецкая, О кариотипе Solanum tuberosum L., Тр. пр. бот., ген. и сел., XVII, 3, 289—300, 1927.
7. Прокошев С. М., Биохимия картофеля, Биохимия культурных растений, IV, 5—58, 1938.
8. Розанова М. А., Пути формообразования в роде Rubus, Ботан. журнал СССР, 19, 4, 376—383, 1934.
9. Рыбин В. А., Полиплоидные гибриды Nicotiana Tabacum L. × Nic. rustica L., Тр. пр. бот., ген. и сел., XVII, 3, 191—234, 1927.
10. Рыбин В. А., Результаты цитологического исследования южноамериканских культурных и диких картофелей и их значение для селекции, Тр. пр. бот., ген. и сел., II, 2, 3—100, 1933.
11. Садовникова В. И., Предварит. отчет о селекционной работе на увеличение содержания белка у картофеля за 1937 год, 1937.
12. Crane M. a. C. Darlington, The origin of new forms in Rubus. I, Genetics, 9, 1927.
13. Krantz F. A., Observations on the genetics of the potato, Internat. Congress of Genetics, vol. 2, pp. 111—112, 1932.
14. Oppenheimer H., Cytogenetische Untersuchungen an Bastarden knollentragender Solanum-Arten I. Ztschr. f. Indukt. Abst. u. Vererb., 65, H. I, S. 72—98, 1933.
15. Propach H., Cytogenetische Untersuchungen in der Gattung Solanum, Sect. Tuberarium, Ztschr. f. Indukt. Abst. u. Vererb., 74, H. 3—4, S. 376—387, 1938.
16. Schiemann E., Einiges aus der Abstammungsgeschichte der Kulturpflanzen, Der Züchter, Jahrg. 4, H. 11, S. 267—279, 1932.

E. V. IVANOVSKAYA. CYTOLOGICAL ANALYSIS OF HYBRIDS BETWEEN DIPLOID AND TETRAPLOID SPECIES OF POTATOES

SUMMARY

1. When diploid species of potatoes (e. g., the cultivated species *S. Rybinii* and *S. phureja*) are crossed with tetraploid species (*S. tuberosum*), there are obtained in the progeny not only the expected 36-chromosome forms but also a large number (22 out of 30) of 48-chromosome forms.

2. From our morphological analysis of these plants, our cytological investigation of the diploid parents (which showed that megasporogenesis and microsporogenesis sometimes results in the formation of diads and of gametes with a somatic number of chromosomes), and, lastly, from the very fact of the presence of such a large number of 48-chromosome forms it may be considered established that the latter are actually hybrids. These 48-chromosome hybrids, being the result of the union of an unreduced gamete of a diploid with a normal gamete of a tetraploid, may be called «hemiolodiploids».

3. The fact that in the progeny from crosses between diploids there are only 24-chromosome plants shows that selective fertilization takes place. The progeny from crossing diploids *inter se* is all 24-chromosome, while crosses between diploids and tetraploids give a high percentage of 48-chromosome forms. At the same time, the percentage of unreduced gametes formed by diploids is exceptionally low (about 0,5 per cent).

4. The hemiolodiploids we have obtained are of great value for breeding work. Having two genoms of the diploid parent, they possess in greater measure the valuable characters of the diploid than do the 36-chromosome forms (*S. Rybinii* × *S. leptostigma*). Moreover, they can be crossed much more readily than triploids, which is of great importance in further breeding work. And, lastly, thanks to their tetraploidy, they should be less subject to degeneration than triploids.

5. In 36-chromosome F_1 plants meiosis proceeds more or less regularly. The number of chromosome bodies at I metaphase is about 20. Conjugation presumably takes place between the *S. Rybinii* and the *S. tuberosum* chromosomes. The character of conjugation indicates the possibility of chromosome association within the limits of a single *tuberosum* genom (*i. e.*, 12 chromosomes).

In many 36-chromosome F_1 plants there are observed a great number of metaphases with the somatic number of chromosomes, followed by the formation of diads.

6. In the hemiolodiploids conjugation is fairly regular. Trivalents and quadrivalents are occasionally encountered; univalents occur with greater frequency.

7. The progeny from F_1 *S. Rybinii* × Hindenburg shows lowered vigour and segregation as regards flower and leaf characters. The fact that segregation with respect to parental characters occurs indicates that the 24 *Rybinii* chromosomes conjugate with the 24 *tuberosum* chromosomes. (If 12 of the *Rybinii* chromosomes conjugated with the other 12 *Rybinii* chromosomes and autosyndesis also took place among the *tuberosum* chromosomes, the progeny would, in this respect, have been constant).

The fact that the F_2 shows lowered vigour indicates that the hereditary elements of *S. Rybinii* and *S. tuberosum* do not substitute well for each other and, hence, that these species are not closely related, despite the fact that conjugation takes place between their genoms.

8. An investigation of the F_1 hybrids from crossing *S. tuberosum* with the wild diploids, *S. gibberulosum* and *S. catarthrum*, showed that hemiolodiploids occur also among these hybrids. The frequency of their occurrence depends on the nature of the components participating in the crosses.

In conclusion, the writer wishes to express her deep gratitude to Drs. S. M. Bukasov and G. A. Lewitsky, under whose direction this investigation was carried on, and also to Miss V. I. Sadovnikova, who kindly supplied the hybrid plants for cytological analysis.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук №1, 1941 Classe des sciences biologiques

Н. Н. КОЛЕСНИК

О ПОРОДООБРАЗОВАНИИ КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА

Введение

Основой теории и практики племенного дела, как известно, являются данные изучения опыта мирового животноводства по созданию и преобразованию различных пород скота. Процессы породообразования в домашнем скотоводстве весьма многосторонне обусловлены. Ведущая роль в отношении направленности и темпов этих процессов безусловно принадлежит трудовой деятельности человека. Эта роль выражается в том, что человек создает и изменяет искусственные условия существования для животных, производит отбор и подбор в соответствии с хозяйственными потребностями и управляет размножением животных. Наряду с этим большое значение имеет также качество исходных диких предков, природные эколого-географические условия обитания домашних животных и социально-экономическое состояние отдельных районов и стран. В процессе эволюции домашний скот завоевал громадную территорию, далеко выходящую за пределы обитания его диких предков, и дифференцировался на большое количество типов, пород и отродий, которые всесторонне используются человеком для разных целей в разных природных и хозяйственных условиях. Обобщение всех этих данных естественно представляет большой научный и практический интерес.

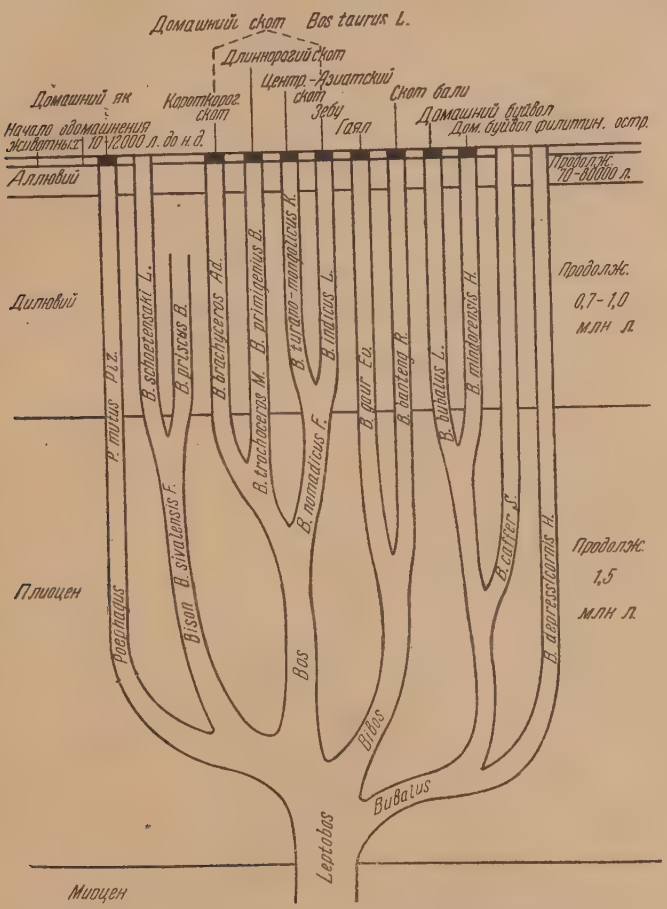
Не имея возможности в пределах данной статьи подробно обсудить всю многогранность формообразовательных процессов в домашнем скотоводстве, мы остановимся только на некоторых его элементах, имеющих более близкое отношение к вопросам племенного дела. Наиболее важными в этом отношении являются следующие вопросы: происхождение и классификация домашнего скота, роль природных и хозяйственных условий в породообразовании и формообразовательное значение разных видов размножения домашнего скота, краткому обсуждению которых и посвящается данная работа.

Происхождение и классификация домашнего скота

Первые этапы формообразовательных процессов у крупного рогатого скота известны по палезоологическим и частично по историческим данным. На основе изучения этих данных составлена схема генеалогии диких предков домашнего скота (фиг. 1), объединяемых одним подсемейством Bovinae, которое состоит из пяти самостоятельных родов: Bubalus, Bibos, Poephagus, Bison и Bos.

Как видно из приведенной генеалогии, начало образования отдельных родов относится к раннему плиоцену. В конце этого периода и в начале дилювия, в пределах каждого рода, кроме Poephagus, появилось несколько самостоятельных видов, большинство которых существует до настоящего времени.

Отдельные роды быков подсемейства Bovinae существенно отличаются друг от друга по ряду особенностей, и не все они были использованы человеком в процессе одомашнивания. Наиболее пластичным в приспособлении к различным условиям существования и наиболее пригодным для разведения в одомашненном состоянии оказался род Bos

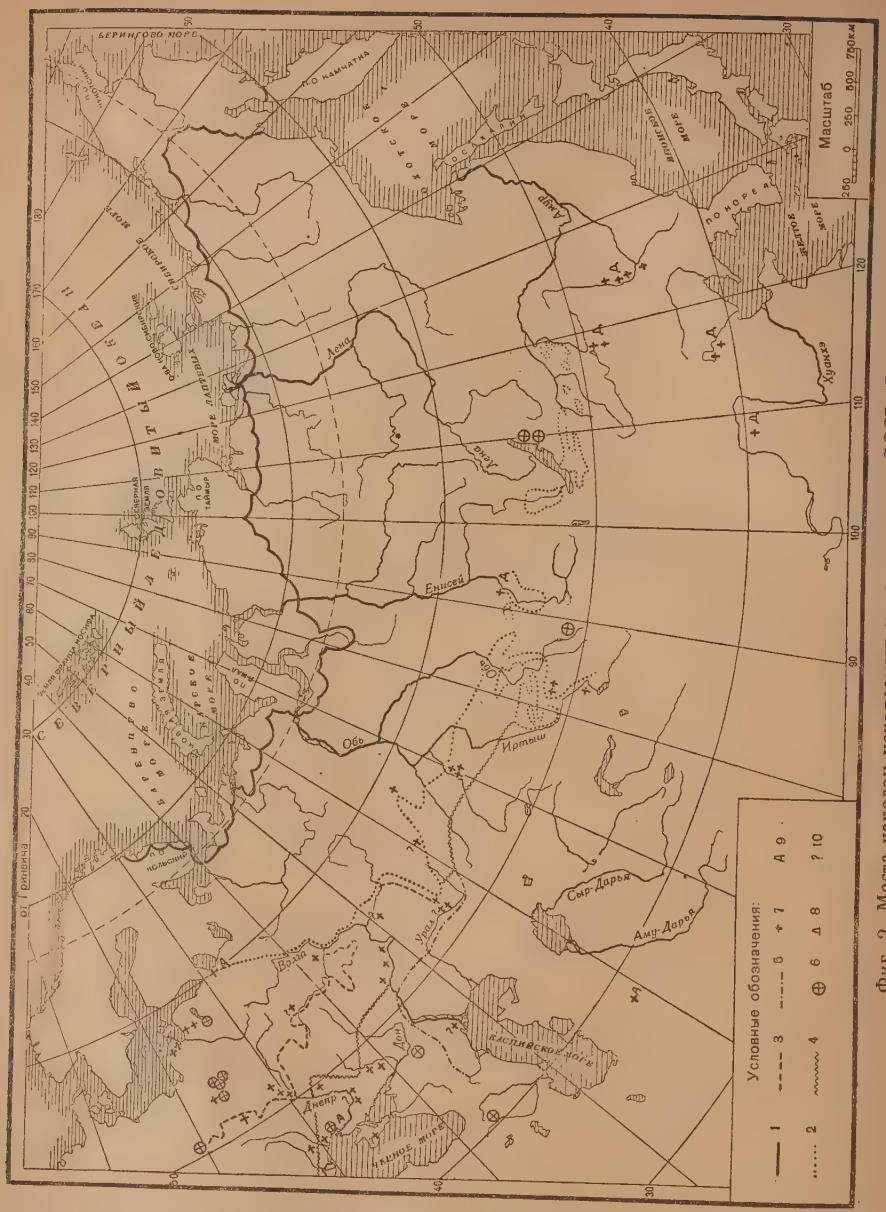


Фиг. 1. Схема генеалогии предков крупного рогатото скота

(собственно крупный рогатый скот). Дикие быки других родов: буйволы, индийские лобастые быки и яки, хотя и одомашнивались, но их разведение до настоящего времени ограничивается сравнительно небольшими, специфичными для каждого из них, ареалами обитания; зубры и бизоны вовсе не входили в культуру домашнего скотоводства.

Первичным очагом происхождения всего подсемейства Bovinae являются районы Северной Индии. Здесь началась дифференциация древнейших предков крупного рогатого скота на отдельные роды, которые впоследствии широко распространились по различным областям мира.

Видовой полиморфизм диких быков рода Bos палеозоологическими данными еще недостаточно выяснен. Найденные в разных районах и геологических отложениях черепа диких быков часто описывались как самостоятельные виды или подвиды под разными названиями: B. trocho-



Фиг. 2. Места находок ископаемых черепов тура в СССР (В. И. Громова)

ceros, B. primigenius, B. nomadicus, B. opisthonomis, B. brachyceros и т. д. Однако некоторые авторы (Лейтнер, 1927; Громова, 1931 и др.) считают, что большая часть описанных видов и подвидов является лишь индивидуальными уклонениями какой-то одной формы. Громова в своей сводке (1931) о турах СССР различает лишь три формы (вида) диких быков: ледниковые (дилювиальные, B. trochoceros и B. brachyceros) и аллювиальные — B. primigenius.

Не останавливаясь пока на обсуждении этого спорного вопроса, отметим лишь, что дикие предки домашнего скота занимали в свое время весьма обширный ареал распространения в различных эколого-географических районах Старого Света (Колесник, 1936) (фиг. 2).

Фиг. 3. Мировые очаги одомашнения животных. *I* — китайско-малайский; *II* — индийский; *III* — юго-западноазиатский; *IV* — средиземноморский; *V* — андийский; *VI* — тибетско-памирский; *VII* — восточно-туркестанский; *VIII* — восточно-суданский; *VIII* А — южноаравийский; *IX* — абиссинский; *X* — южномексиканский; *XI* — саяно-алтайский

Одомашнение этих быков происходило в разных местах и не одновременно. Согласно существующим палеозоологическим и историческим данным можно отметить четыре основных очага одомашнения: Индийский, Юго-западноазиатский (Иран, Малая и Средняя Азия), Средиземноморский, включая районы свайных построек неолита Средней Европы, и Саяно-алтайский (фиг. 3).

В последнем очаге одомашнение крупного рогатого скота происходило в более поздние периоды и, вероятно, в меньших размерах.

В связи с разновременностью одомашнения скота и соответственно разным возрастам культур домашнего скотоводства исчезновение диких туров в отдельных областях Старого Света происходило неодновременно. Раньше всего они исчезли в Индии и Передней Азии, т. е. в первичных очагах одомашнения, позже в Ассиро-Вавилонии, затем в Малой Азии, в Египте (здесь они были во времена хеттов). Дольше туры сохранились на Иберийском полуострове, затем в Греции, Италии и особенно долго туры существовали в Средней Европе, где они были известны еще в начале XVII столетия; последний тур пал в 1627 г. в Якторовском лесу Польши.

На основании изучения современных пород крупного рогатого скота и их локализации по определенным географическим районам, а также исторических и палеозоологических данных относительно их происхождения, в пределах вида B. taurus мы различаем 4 самостоятельных подвида: B. t. primigenius, B. t. brachyceros, B. t. indicus, B. t. turano-mongolicus, происхождение которых связывается с одомашнением разных форм диких быков в разных эколого-географических районах Старого Света (Н. Н. Колесник, 1936).

Переход дикого скота в одомашненное состояние сопровождался существенной переделкой его по многим признакам. Прежде всего дикие быки в известной мере утратили свой крупный рост (главным образом, за счет уменьшения длины ног), приподнятость холки (за счет укорочения остистых отростков соответствующих позвонков) и запах мускуса. У домашнего скота появился ряд новых изменений, которые вовсе не были свойственны диким быкам. Наиболее существенными из этих изменений являются: комолость, коротконогость, разные типы окрасок и пегостей, большая молочная продуктивность, скороспелость и повышенная плодовитость. Многие из этих признаков, на основе применения определенных методов отбора и подбора при разведении домашнего скота, были возведены в породные особенности. В целом популяция домашнего скота характеризуется значительно большим размахом изменчивости и большей полиморфностью, чем популяция его диких предков.

В числе характерных особенностей домашнего скота следует указать также факт, отмеченный еще Ч. Дарвином, относительно повышенной плодовитости его при скрещивании различных пород и подвидов. В естественных условиях существования диких животных, как известно, дифференциация отдельных групп на подвиды, виды и другие систематические категории весьма часто сопровождается физиологической изоляцией этих групп, т. е. частичной или полной нескрещиваемостью их. В условиях одомашнения образующиеся породы, принадлежащие к различным подвидам, весьма резко отличные между собой (как, например, зебу, шортгорнский скот, кавказский горный скот, керри, северный комолый и т. д.), как правило, легко скрещиваются и дают плодовитое потомство. Это обстоятельство, так же как и повышенный размах изменчивости признаков у домашнего скота, находит свое объяснение в действии искусственного отбора, который осуществляется в более разнообразных условиях существования животных, чем естественный отбор у их диких предков.

Важнейшими предпосылками, создающими разнообразие жизненных условий существования домашнего скота и определенной направленности

искусственного отбора, являются: эксплоатация животных по хозяйственно-полезной продуктивности, искусственное регулирование кормовой обеспеченности скота в течение года, санитарно-ветеринарная охрана животных и искусственная (хозяйственная) изоляция стад с применением разных систем разведения животных.

Фиг. 4. Породная изменчивость крупного рогатого скота по росту (высота в холке). Породы: *1* — симментальская; *2* — голландская; *3* — герефордская; *4* — ярославская; *5* — туркменская; *6* — горская (Дагестан)

Очень большое значение в повышении размаха изменчивости признаков у домашнего скота имеет метизация отдельных групп и пород между собой (фиг. 4, 5). В связи с переселением народов, завоевательными войнами, колониальной политикой некоторых государств и другими причинами, способствовавшими перемещению скота из одних районов в другие, отдельные группы — представители разных подвидов домашнего скота, скрещиваясь друг с другом, образовали смешанные популяции. Как пример таких смешанных популяций можно указать на крупный рогатый скот среднеевропейских низменностей, в том числе и среднерусский скот. Кроме того, скрещивание скота происходило и в ряде других мест — на стыке ареалов обитания разных подвидов (туркестанский, ленкоранский зебу, западносибирский скот, некоторые группы скота северной части Украины, Венгрии и т. д.), а также в результате плановой метизации некоторых аборигенных пород завозными улучшателями.

Так как разведение домашнего скота в той или иной степени связано с хозяйственной изоляцией и разным направлением искусственного

отбора в отдельных изолированных группах, то с развитием культуры домашнего скотоводства общая популяция животных постепенно дифференцировалась на большое число пород и отродий (фиг. 6).

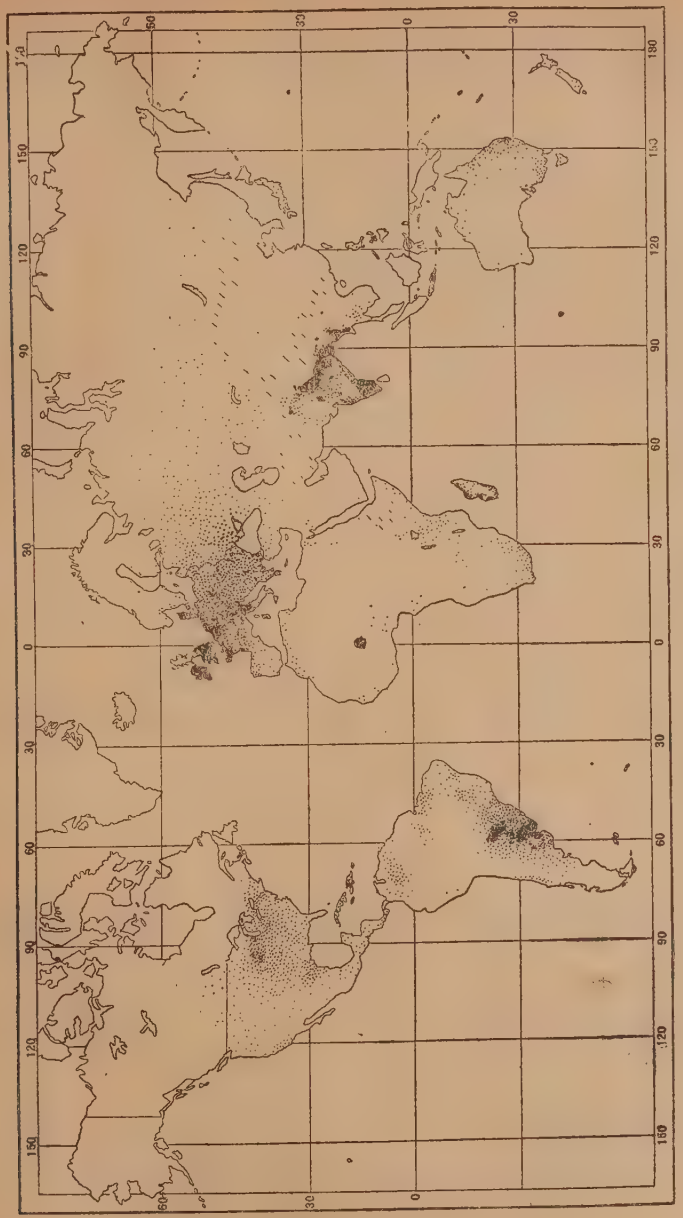
Всего на земном шаре насчитывается около 400 пород и отродий, амплитуда изменчивости среди них весьма велика (по живому весу, на-

Фиг. 5. Породная изменчивость зебу по росту (высота в холке). Породы: *1* — ватусси (Африка); *2* — гуджератская (Индия); *3* — майсурская (Индия); *4* — туркестанская; *5* — карликовый зебу Индии и Ирана

пример, колебания достигают от 150 до 800—900 кг). Хозяйственная ценность всех этих пород весьма различна. Только около 20 пород из общего их числа являются высокопродуктивными и широкораспространенными за пределами своей родины, это так называемые культурные мировые породы. Рассматривая географическое распространение пород домашнего скота по росту, можно видеть, что большая часть наиболее крупного скота сосредоточена главным образом в западной части Европы, т. е. в тех районах, где домашний скот начал разводиться значительно позже, чем в первичных очагах своего происхождения — в юго-западной Азии. Таким образом, районы Западной Европы, в силу определенных социально-экономических условий, оказались главнейшими (вторичными) очагами происхождения культурных мировых пород скота. Как показывают данные табл. 1, почти все мировые породы, т. е. те породы, которые имеют повсеместное распространение, ведут свое происхождение из Англии, Голландии и Швейцарии.

Образование отдельных пород домашнего скота, как свидетельствуют данные практики мирового скотоводства, происходило в основном тремя различными путями, особенности которых заключаются в следующем.

1) Первый путь первичного образования пород состоит в том, что более или менее обширная популяция домашнего скота, расселенная в



Фиг. 6. Численное распределение крупного рогатого скота по странам мира; 1 точка = 100 000 голов (Yearbook United States Department of Agriculture, 1921)

различных эколого-географических районах, постепенно дифференцировалась под влиянием этих условий без активного вмешательства человека в отношении направленности отбора и размножения животных, а также в отношении улучшения техники содержания скота. Таким путем образовались аборигенные, известные под названием примитивных, породы скота, как, например, кавказский, центральный азиатский, карпатский, малоазиатский скот и т. д. Формирование пород таким путем происходило весьма медленно.

Таблица 1

Очаги происхождения наиболее распространенных пород крупного рогатого скота
Условные обозначения: + места выведения пород, — места распространения пород

Породы	Европа											Азия		Америка	Африка	Австралия
	Скандинавск. страны	Англия	Дания	Голландия	Германия	Швейцария	Франция	Испания, Португалия	Италия	Балканские страны	СССР	Азия без СССР	Индия			
Голландская	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Шортгорнская	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Швицкая	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Герефордская	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Джерсейская	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Айрширская	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Симментальская	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Абердин-ангусская	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ред-полл	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Гернзейская	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Зебу	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Девонская	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ангельнская	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Красная датская	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Северная комолая	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Нормандская	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Шаролэ	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Восточнопрусская	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Красная немецкая	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Холмогорская	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Ярославская	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—

2) Второй, более быстрый путь заключается в постепенном улучшении определенных групп скота на основе отбора, метизации и улучшенной техники содержания скота и т. д. Активное вмешательство человека в этом случае выражается в проведении более или менее массовых мероприятий, направленных к прогрессивному преобразованию и улучшению всей породы или популяции скота в целом. Так создавалось наибольшее количество пород, в том числе почти все наши отечественные — ярославский, холмогорский, красный немецкий и т. д.

3) И, наконец, последний наиболее эффективный путь — путь создания породы по определенному заданному плану большею частью связан с интенсивным использованием отдельных выдающихся особей при репродукции стада. Исходным ядром породы в данном случае обычно является небольшая группа скота, в пределах которой применяется родственное спаривание животных, сопровождаемое строгим отбором и подбором. Совершенно понятно, что эффективность породообразования в данном случае определяется высоким уровнем техники племенной работы с домашним скотом. В результате успешного применения таких методов были созданы почти все мировые английские породы скота — шортгорны, герефорды, абердин-ангусы и т. д., значительная часть американских и ряд других пород.

При дифференциации домашнего скота на более или менее обособленные группы основной систематической единицей, как можно видеть из всего вышеизложенного, является порода. В определении понятия

породы и их классификации существует большая путаница. В отдельных случаях для характеристики пород за основу брались краниологические признаки, в других — экстерьерные, иногда — хозяйственные качества, генетические особенности и т. д. Изучив все эти подходы, мы пришли к заключению, что характеристика породы должна производиться одновременно по комплексу признаков в соответствии с многосторонней обусловленностью ее становления.

В общей формулировке, порода представляет собой многочисленную группу животных, в известной мере сходных по морфологическим и физиологическим признакам, а также по характеру продуктивности и максимальному ее проявлению в определенных хозяйственных условиях существования, того или иного эколого-географического района и объединяемых общей целью разведения на основе определенных приемов селекционно-племенной работы.

Различия между породами, по их структурам и средним показателям отдельных характеристик, определяются, с одной стороны, относительным преобладанием численности того или иного типа животных, характеризующегося определенными морфологическими и физиологическими особенностями, с другой — продолжительностью и уровнем заводской, селекционно-племенной работы, что дает основание различать примитивные, переходные и культурные породы.

Учитывая особенности происхождения, распространения и качества пород, нами разработана схема классификации пород по комплексу следующих признаков: происхождение и ареал распространения, морфологический габитус конституции, производительность и заводская оценка пород.

Показатели всех этих признаков в известной мере связаны друг с другом и отражают определенные типы конституций животных.

Для оценки пород по особенностям телосложения использован разработанный нами метод определения морфологического габитуса конституции животных по индексам промеров, позволяющий оценивать телосложение скота дифференциально в отношении отдельных статей экстерьера.

Следует сказать, что применяемые способы вычисления индексов промеров, построенные по разным принципам — наличие корреляций (положительных и отрицательных) между промерами, анатомическое единство промеров и т. д., — после тщательной проверки их оказались совершенно не пригодными для анализа породных различий скота, так как оценка их численных показателей в значительной мере связана с субъективными представлениями.

Таблица 2

Размах породной изменчивости индексов промеров у крупного рогатого скота вида B. taurus

№ п/п	Название индексов	Коровы	Быки
1	Живой вес : высота в холке .	460—165	605—194
2	Обхват груди : косая длина туловища (палкой)	128—106,2	127—117
3	Косая длина туловища : высота в холке	119—108,5	126,5—109
4	Ширина груди : глубина груди	69—43,2	74,5—52,0
5	Ширина в маклаках : высота в холке	44,5—34,0	43,2—32,4
6	Глуб. груди : высота в холке	60,5—49,7	58,6—51,5
7	Обхват пясти : высота в холке	16,0—11,5	18,3—12,2
8	Ширина головы (наиб.) : длина головы	50,5—39,5	57,0—46,0

При составлении индексов промеров по нашему способу мы исходим из фактически существующих типов конституции скота и их габитуса в пределах вида B. taurus, т. е. индексы составляются таким образом, что они характеризуют определенный габитус конституции, крайними формами которой являются — эйризомный и лептозомный. Для этого отношение промеров подбирается с таким

расчетом, чтобы бо́льшие показатели отвечали эйризомному типу, а меньшие — лептозомному (или наоборот).

Произведенные таким способом вычисления индексов у большого числа пород крупного рогатого скота (табл. 2), показывающие общий размах изменчивости этих индексов в пределах вида B. taurus, позволяют наметить границы численных колебаний отдельных индексов для различных типов габитуса животных. В своем исследовании мы остановились на трех типах — эйризомном, лептозомном и среднем или мезоморфном. Численные показатели индексов для этих типов представлены на табл. 3.

Таблица 3

Численные значения индексов промеров для различных типов гибатуса конституций у коров

№ индексов	Эйризомный	Средний	Лептозомный
1	Больше 360	360—270	Меньше 270
2	» 120	120—185	» 115
3	» 120	120—115	» 115
4	» 59	59—52	» 52
5	» 39,5	39,5—38,0	» 38
6	» 55	55—52	» 52
7	» 14	14—13	» 13
8	» 47	47—45	» 45

Оценивая по данным этой таблицы численные показатели индексов различных пород крупного рогатого скота, мы имеем возможность характеризовать их телосложение, придерживаясь сравнительно одинаковых масштабов. Результаты такой оценки представлены на табл. 4.

Просматривая эти данные, не трудно видеть, что большинство пород крупного рогатого скота имеет смешанный тип телосложения, т. е. по одним индексам имеются элементы лептозомного телосложения, по другим — эйризомного (фиг. 7).

Таблица 4

Сравнение некоторых пород скота (коров) по типам габитусов конституции

Условные обозначения: + эйризомный; ○ — средний; — лептозомный

Название породы	№ индексов промеров							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Герефордская	+	+	+	+	+	+	+	+
Вессермаршская	+	+	+	+	+	+	+	+
Шортгорнская	+	+	○	+	+	○	+	○
Голштинская	+	+	+	+	+	+	+	
Остфризская	+	—	○	+	○	○	○	
Симментальская	+	—	○	+	○	○	○	
Серая украинская	+	—	○	+	○	○	○	
Холмогорская	+	—	+	+	+	—	○	○
Голландская	+	—	+	+	+	—	○	
Бестужевская	+	—	+	+	+	—	○	
Калмыцкая	○	—	○	○	+	+	○	—
Красная белорусская	○	—	○	○	+	+	○	—
Ярославская	○	—	+	○	+	+	○	○
Истобенская	○	—	+	—	○	+	○	+
Якутская	○	+	○	○	—	+	○	+
Монгольская	○	+	○	○	—	+	○	+
Киргизская	—	+	○	○	—	+	○	+
Красная немецкая (крестьян Зап. Украины)	—	—	○	—	—	—	○	
Зебу ленкоранский	—	○	—	—	—	—	—	—
Туркменский скот	—	○	—	○	—	—	—	—
Горский (Дагестан)	—	○	○	—	—	+	○	+

В пределах каждой породы имеются особи с тем и другим телосложением, но в разном количественном отношении, что в основном и определяет породное различие скота по экстерьеру. Кроме того, пред-

ставители одной и той же породы, находясь в разных хозяйственных и эколого-географических условиях, могут весьма резко отличаться друг от друга по типам телосложения (фиг. 8).

Проведенный нами анализ межпородных и внутрипородных различий крупного рогатого скота в связи с разными условиями существования,

Фиг. 7. Типы телосложения швицкого скота. Племхоз Гай, Сумской обл.

показывает, что породы, или отдельные стада, имеющие преимущественно лептозомные элементы телосложения, сосредоточены большею частью в неблагоприятных хозяйственных или эколого-географических условиях существования (в полупустынных, болотистых, высокогорных районах и т. д.); сюда же нередко относятся животные или целые стада коров, которые, отличаясь высокой молочной продуктивностью, получают недостаточную подкормку. Породы и стада эйризомного телосложения, наоборот, населяют преимущественно равнинные районы с достаточно хорошей

Фиг. 8. Типы телосложения красного немецкого скота. Племхоз Аккермень, Днепропетровской обл.

кормовой базой и большей частью влажным климатом. Эйризомный тип присущ большинству культурных пород скота, особенно с мясной производительностью.

Следует отметить также, что породы, объединяемые разными подвидами, характеризуются в среднем неодинаковым типом телосложения — крупный рогатый скот B. t. brachyceros, например, имеет больше элементов лептозомного телосложения, чем скот, принадлежащий к подвиду B. t. primigenius. Таким образом, наблюдаемые связи в изменении типов конституции домашнего скота в соответствии с разными эколого-географическими и хозяйственными условиями существования животных позволяют лучше понять и причины дифференциации диких быков на отдельные подвиды, в связи с расселением их по разным районам Старого Света.

Отдельные показатели тех или иных особенностей пород, по их происхождению и качественному состоянию, известным образом связаны друг

с другом, и в комплексной оценке, дополняя друг друга, дают наиболее полную характеристику пород для целей классификации. Нужно при этом заметить, что разграничение пород по комплексу признаков, отражая различие и сходство между породами лучше, чем по одному отдельно взятому признаку, все же является в известной мере условным. Дело в том, что отдельные группы скота одной и той же породы, находясь в разных условиях существования, могут не одинаково представлять степень выраженности тех или иных признаков, т. е. по-разному представлять породу. Поэтому, применяя любую форму классификации, всегда приходится допускать некоторые упрощения в распределении пород по тем или иным разделам схемы. Ниже (табл. 5) мы приводим схему характеристики пород для классификации их по комплексу следующих признаков: а) происхождение (принадлежность к определенному подвиду: a_1 — B. t. primigenius; a_2 — B. t. brachyceros; a_1a_2 — смешанное происхождение от обоих видов; a_3 — B. t. turano-mongolicus; a_4 — B. t. indicus; a_3a_4 — смешанное происхождение от обоих подвидов; б) заводская оценка пород: $б_1$ — примитивные; $б_2$ — переходные; $б_3$ — культурные породы; в) габитус конституции; $в_1$ — преобладание лептозомных элементов телосложения; $в_2$ — средний тип телосложения (между лептозомным и эйризомным); $в_3$ — преобладание эйризомных элементов габитуса; г) характер продуктивности: $г_1$ — преобладание молочного направления; $г_2$ — мясо-молочное или молочно-мясное направление; $г_3$ — преобладание мясного направления; $г_4$ — общепользовательный тип скота (мясо-молочно-рабочий).

Таблица 5

Схема классификации пород по комплексу признаков

Название породы	Происхождение (принадлежность к подвидам)						Заводская оценка			Габитус конституции			Характер продуктивности			
	a_1	a_2	a_1a_2	a_3	a_4	a_3a_4	$б_1$	$б_2$	$б_3$	$в_1$	$в_2$	$в_3$	$г_1$	$г_2$	$г_3$	$г_4$
Голландская	+								+		+		+			
Шортгорнская			+						+			+			+	
Швицкая		+							+			+				+
Герефордская			+						+			+			+	
Джерсейская		+							+		+		+			
Айрширская			+						+			+		+		
Симментальская	+								+			+				+
Абердин-ангусская			+						+			+			+	
Геризейская		+							+		+		+			
Ангельнская		+							+	+			+			
Красная датская			+					+		+			+			
Остфризская			+						+			+		+		
Голштинская			+						+			+		+		
Восточно-финская		+						+			+		+			
Шаролэ	+								+			+		+		
Лимузинская	+								+			+		+		
Красная немецкая			+					+			+		+			
Холмогорская			+					+			+		+			
Ярославская			+					+			+		+			
Серая украинская	+							+				+				+
Тагильская			+					+			+		+			
Красная горбатовская			+					+			+		+			
Бестужевская			+					+				+		+		
Красная белорусская			+					+			+		+			
Белоголово-колонистская			+					+			+		+			
Калмыцкая				+				+			+					+
Киргизская				+			+				+					+
Якутская				+			+					+				+
Сибирская				+			+				+					+
Кавказский горский скот		+					+			+						+
Туркестанский зебу						+	+			+						+
Ленкоранский зебу					+		+			+						+

Анализ межпородных и внутрипородных различий крупного рогатого скота показывает, что особенности основных типов габитуса — эйризомность и лептозомность — являются наследственными. Эйризомный тип в целом, так же как и отдельные элементы этого типа, неполно доминируют над лептозомностью. Наряду с общеизвестными данными о результатах метизации культурных мясных пород с неулучшенными в качестве наглядного примера о характере наследования этих типов можно указать на данные по гибридизации яка с киргизским скотом.

Таблица 6

Индексы средних величин промеров киргизских коров, яков и гибридов между ними

Название индексов	Киргизские коровы	Ячки	Яки-гибриды		
			1/2-кровные	1/4-кровные	3/4-кровные
Обхват груди : косая длина туловища .	120,5	135,5	130,1	128,1	133,2
Косая длина туловища : высота в холке	114,0	110,0	113,3	112,0	111,2
Глубина груди : высота в холке . . .	53,0	57,7	57,2	55,0	58,0
Ширина груди : глубина груди	55,0	53,8	56,0	57,9	56,6
Ширина в моклаках : высота в холке .	37,1	32,9	36,3	36,3	36,1
Обхват пясти : высота в холке	12,5	14,1	13,5	13,1	14,2
Ширина головы : длина головы	47,2	50,8	48,5	50,0	49,2

Различие между этими группами скота по телосложению состоит в том, что яки по обхвату груди и костистости являются более эйризомными, чем киргизский скот (фиг. 9), а по широтным промерам груди и зада, наоборот, более лептозомны. Численные значения индексов этих промеров приведены в табл. 6.

Фиг. 9. Корова киргизской породы, не улучшенная

Рассматривая средние величины индексов промеров гибридов разных генераций, можно видеть, что в первом поколении гибриды по всем индексам имеют известное преобладание эйризомных элементов, а в последующих поколениях обратного скрещивания по некоторым индексам опять появляются элементы лептозомности, причем тенденция этих изменений направлена в сторону той исходной формы, на которую ведется поглощение (фиг. 10). Эти факты заслуживают большого внимания; в известной мере они способствуют пониманию явлений гетерозиса, который наблюдается при скрещивании яка с обычным крупным рогатым скотом. Дело в том, что эйризомный габитус гибридов первого поколения, полученный в результате сочетания доминантных эйризомных элементов телосложения исходных форм, как известно, отражает собою определенный тип конституции с повышенной интенсивностью роста и

скороспелостью животных (фиг. 11). В связи с этим гетерозис гибридов в данном случае можно рассматривать как результат физиологической перестройки организма, которая могла произойти вследствие сочетания определенных доминантных эйризомных особенностей исходных форм.

Таблица 7

Численное распределение гибридов соответственно сходству показателей их индексов с индексами исходных форм

Название индексов и их значения у исходных форм		Генерация гибридов		
		$^1/_2$-кровн.	$^1/_4$-кровн.	$^3/_4$-кровн.
1. Обхват груди / Косая длина туловища	а) у киргизских коров от 115 до 126,9	1	6	0
	б) у яков от 127 до 140	14	6	4
2. Глубина груди / Высота в холке	а) у киргизских коров от 50 до 54,5	1	5	1
	б) у яков от 55 до 60	14	7	3
3. Обхват пясти / Высота в холке	а) у киргизских коров от 11 до 13,2	2	5	1
	б) у яков от 13,3 до 15	12	6	2
4. Ширина груди / Глубина груди	а) у киргизских коров от 54,5 до 60	10	10	3
	б) у яков от 50 до 54	5	2	1
5. Ширина в моклаках / Высота в холке	а) у киргизских коров от 35 до 40	13	9	2
	б) у яков от 30 до 34,5	2	3	2

Если эти же данные по индексам промеров гибридов рассматривать не суммарно в средних величинах, а посмотреть численное распределение отдельных гибридных особей соответственно сходству показателей

Фиг. 10. Киргизский як, комолый

их индексов с индексами исходных форм, что представлено нами в табл. 7, то обнаруживается следующий интересный факт. Оказывается, что среди четвертикровных яков (F_2б) по первым трем индексам, которые являются рецессивными у киргизского скота, имеется примерно одинаковое количество животных, обладающих признаками той или другой исходной формы, т. е. наблюдается отношение, близкое 1 : 1, а по двум последним индексам, которые являются доминантными у киргизского скота,

у гибридов наблюдается преобладание особенностей, свойственных киргизскому скоту. Аналогичное распределение наблюдается и среди трипетвертикровных яков.

Сравнительно небольшое число анализируемых животных не позволяет нам быть категоричными в выводах, однако четкость этих фактов

Фиг. 11. Полукровный гибрид от скрещивания як × киргизский скот

заставляет думать, что характер наследования контрастирующих особенностей телосложения — эйризомии и лептозомности, очевидно, близок к моногибридному.

Учитывая большой размах внутрипородной изменчивости, а также то, что разные особенности в телосложении животных характеризуются в основном независимым наследованием и разной степенью выраженности, в зависимости от условий воспитания и содержания, можно представить себе, как велики возможности появления разнообразных типов сложения у домашнего скота. Все эти типы телосложений показывают не только морфологические различия, но в известной мере они отражают собою также физиологические отличия сравниваемых животных. Эйризомный габитус телосложения является суммарным показателем эйризомной конституции животных, так же как лептозомный габитус — лептозомной конституции. Особи (или породы), имеющие эти разные типы конституций, различаются друг от друга по ряду физиологических особенностей: скороспелости, продуктивности, стойкости к заболеваниям и т. д. Совершенно понятно, что для целей преобразования пород и племенного улучшения крупного рогатого скота весьма важно знать возможности и способы превращения тех или иных (желательных) качеств отдельных животных в породные особенности, а для этого прежде всего необходимо ясно представлять общие основные предпосылки породообразования в домашнем скотоводстве.

Роль природных и хозяйственных факторов в породообразовании

Общие предпосылки формообразовательных процессов у домашнего скота определяются прежде всего биологическими свойствами животных к наследственной изменчивости, вызываемыми воздействием комплекса различных факторов среды, в том числе и хозяйственных условий развития животных. Важнейшая роль в осуществлении и направленности породных преобразований принадлежит, конечно, трудовой деятельности человека. Человек создал существующее многообразие пород и типов крупного рогатого скота в пределах вида Bos taurus, используя наследственную изменчивость (мутации) животных, отбор и метизацию (гибридизацию).

Соответственно преобладающему влиянию одного из этих факторов, которые обычно осуществляются совместно, породообразование в отдельных случаях шло разными путями. Некоторые породы, как отмечал еще Ч. Дарвин, создавались на основе постепенного накопления небольших изменений, в то время как другие появлялись в относительно короткие сроки благодаря метизации или мутациям. «Насколько нам известно,— писал Ч. Дарвин,— скаковая лошадь, борзая, боевой петух и прочие произошли путем медленных улучшений, а относительно гонца это даже достоверно известно. С другой стороны, не подлежит сомнению, что анконские и мошанские овцы, а по всей вероятности и ниатский скот, такса, моська, легавые, куры, коротколицый турман, утки с крючковатым клювом и множество разновидностей растений возникли в том же виде, в каком мы их теперь видим».

Весьма большое значение в породных преобразованиях домашнего скота имеют факторы среды. Хотя общая большая значимость этих факторов в эволюции пород не может вызвать каких-либо сомнений, все же относительно форм влияния их на изменчивость признаков у животных существуют разные точки зрения. С одной стороны, допускают, что прямое влияние разных факторов среды вызывает появление тех или иных, часто направленных, наследственных изменений, а с другой — считают, что особенности внешних условий существования животных вызывают, главным образом, не наследственные изменения, а породообразующее значение этих условий определяется отбором.

Чтобы разобраться в этих вопросах, прежде всего необходимо различать изменения свойств и признаков животных в течение жизни особи и изменения, происходящие в течение смены ряда поколений.

Изменения первого порядка, вызванные влиянием внешних условий, куда входят различного рода экологические (климат, почва, рельеф местности и т. д.) и хозяйственные (кормление, санитарно-ветеринарная охрана, раздой коров и т. д.) факторы, наблюдаются у всех пород. Многочисленные примеры такого рода изменений, наблюдаемые в практике животноводства, свидетельствуют о широкой амплитуде изменчивости в осуществлении тех или иных наследственных особенностей животных. Изменения, полученные в течение жизни особи под влиянием тех или иных условий существования, затрагивающие физиологическую деятельность животных в целом, отражаются также на качественном состоянии приплода этих особей, особенно у коров. Простейшие зоотехнические мероприятия в большинстве случаев приводят к значительному улучшению качеств скота, так как эти мероприятия обычно создают лучшие, по сравнению с общераспространенными для данной породы, условия кормления и содержания. Однако в практике мирового скотоводства мы не знаем таких случаев, чтобы на основе измененного кормления или других приемов в технике содержания, без определенного отбора и подбора, создавались бы новые породы.

При разведении отдельных групп домашнего скота в разных условиях среды в течение ряда поколений эти группы могут обособиться в самостоятельные отродия или породы. Если условия среды неблагоприятны для существования животных, создаются так называемые захудалые гнезда, отродия и породы, как, например, мещерский, иллирийский, кавказский скот и т. д.; если же они благоприятны, создаются улучшенные группы скота, как, например, приокский, северо-двинский, печерский, ярославский, красный белорусский и т. д. То же самое можно наблюдать при сравнении различных популяций домашнего скота, разводимых в разных эколого-географических районах. Так, например, породы скота сухих степей и полупустынь в общем имеют более лептозомное телосложение, чем породы влажных равнин и низменностей. Экологические особенности отдельных географических районов обитания животных обусловливают ряд специфических изменений, которые наблюдаются не только у круп-

ного рогатого скота, но параллельно и у ряда других видов домашних животных. Кроме упомянутых особенностей телосложения животных, можно указать также на появление способности к локальному накоплению жировых запасов в виде горба у зебу и верблюдов и курдюка у овец. Образование этих особенностей у животных связано с существованием их в таких условиях, где наблюдались в течение года резкие переходы от голода к изобилию пищи. В некоторых районах Гималаев различные виды животных (коза, овца, собака) имеют мягкий шелковистый волос, а в ряде тропических стран у животных часто наблюдается недостаточное развитие или полное отсутствие волосяного покрова. Все эти примеры, которых можно было бы привести еще очень много, свидетельствуют о большой значимости эколого-географических факторов в формообразовательных процессах. Однако мы не имеем оснований допускать, что такого рода изменения животных получены в результате прямого действия тех или иных факторов среды.

Как выше было отмечено, отдельные особи и разные породы животных имеют сравнительно широкий размах в осуществлении своих наследственных возможностей в зависимости от условий развития. Для проявления высокой молочности у коров, например, необходимы обильное кормление, соответствующий уход, раздой и т. д. При отсутствии этих условий возможности высокой продуктивности коров любой породы, естественно, не могут быть реализованы. Имеются факты, показывающие зависимость роста животных от наличия некоторых солей (калия, натрия и т. д.) в почве, а также действия многих других факторов среды — климата, рельефа местности, фауны паразитов и т. д. (Дюрст, 1931; Е. А. Богданов, 1938). Все эти факты показывают, что определенный комплекс условий среды позволяет реализоваться только отдельным сторонам возможного осуществления признаков. Если действие того или иного комплекса факторов среды продолжается в течение ряда поколений животных, то совершенно понятно, что естественный или искусственный отбор будет сохранять только те особи, которые наилучшим образом приспособлены к данным условиям существования. Так как в эволюции пород домашнего скота основным является искусственный отбор, то в одних и тех же эколого-географических условиях человек имел возможность создавать разные типы животных. Известно, например, что в различных горных районах разводятся как малорослые (иллирийский и кавказский скот), так и крупнорослые (симментальский и швицкий скот) породы. В сухих степных районах имеются эйризомные, а в низменных районах — лептозомные породы скота; в одних и тех же экологических районах разводятся породы животных, имеющие разный волосяной покров, и т. д. Совершенно понятно, что выводить крупнорослые породы скота в горных районах или эйризомные в степных областях значительно сложнее, чем такие же типы пород в равнинных или низменных районах, так как в последнем случае параллельно искусственному будет итти и естественный отбор, а в первом они будут противостоять друг другу.

Формообразовательное значение разных видов скрещивания и отбора у животных

Одной из наиболее характерных особенностей в разведении домашнего скота является то, что человек управляет размножением животных. В связи с этим изменение и создание новых, особенно культурных, пород скота тесно связано с применением определенных методов разведения. Результаты применения разных форм отбора, подбора и систем спаривания в известной мере определяются природой и характером наследственной изменчивости у животных.

«Хотя каждое изменение в строении вызывается посредственно или непосредственно какой-либо переменой в окружающих условиях,— писал Ч. Дарвин, — но мы не должны забывать, что результаты определяются,

главным образом, природою организма, подвергающегося изменению. Различные организмы, помещенные в одинаковые условия, изменяются различным образом, между тем как близко сродные организмы при несходных условиях изменяются почти одинаковым образом».

Учитывая все вышеизложенное, можно сказать, что влияние среды на породообразование домашнего скота определяется не прямым ее воздействием, создающим направленную наследственную изменчивость, а это влияние осуществляется через отбор отдельных особей, имеющих наиболее приспособленные (или наиболее пригодные) для данных условий существования наследственные уклонения.

Наследственная изменчивость животных безусловно связана с развитием организма в определенных условиях внешней среды, но характер этих изменений является случайным, не адэкватным (по направленности) в отношении причин, вызывающих эти изменения. Эту особенность в изменчивости признаков в свое время подметил Ч. Дарвин, который писал, что «хотя каждое изменение определяется известною причиной, хотя оно подчинено строгим неизменным законам, однако нам так редко удается проследить эту причинную связь, что мы скорее склонны считать эти изменения самопроизвольными. Мы можем назвать их даже случайными в том смысле, в каком мы говорим, что обломок горной породы, упавший с высоты, имеет совершенно случайную форму».

В практике племенной работы с домашним скотом, при создании и совершенствовании пород, крайне важно уметь различать и определять желательные (в хозяйственном отношении) наследственные изменения животных и знать способы закрепления этих изменений в потомстве.

Успех английских заводчиков в работах по преобразованию пород в известной мере заключался в том, что они обратили на это большое внимание — оценивали производителей по качеству их потомков и желательные наследственные изменения у животных сохраняли в потомстве путем применения родственных спариваний. В настоящее время отбор животных, особенно производителей, по их наследственным качествам является непременным условием организации племенных работ с домашним скотом.

Практика животноводства показывает, что наследственные качества отдельных производителей различны. Оценка этих качеств производится обычно на основании изучения особенностей потомков и предков, причем оценка по родословной является лишь вспомогательным средством, дающим ориентировочное представление о наследственности производителей. Выделенные из общего стада быки, а в некоторых случаях и коровы, рассматриваются как улучшатели для той или иной популяции животных. Необходимо помнить, однако, что универсальных улучшателей, т. е. таких производителей, которые на любом маточном поголовье давали бы лучших, по сравнению со средней популяцией, потомков, вероятно, вообще не существует. Оцененные производители, давшие положительные уклонения качеств их потомков по сравнению с таковыми средней популяции по определенным особенностям, могут быть улучшателями только для данной или сходной с ней популяции и только по данным особенностям. В случае если оценка быков производилась на высококачественной группе маток, то такие производители, естественно, могут быть использованы в качестве улучшателей значительно более широко (фиг. 12).

Интенсивное использование племенных качеств отдельных особей, правильно отобранных по их наследственным достоинствам, в ряде случаев оказало большое влияние в преобразовании и создании новых пород. Тип современного скота шортгорнской породы в значительной мере обусловлен наследственными особенностями небольшого числа родоначальников (С. Райт, 1925, 1926; Дж. Леш, 1936; О. Вильгем, 1937 и др.). Наибольшее значение из них имели — бык Фаворит, коэффициент родственной

связи которого с породой за время с 1810 по 1920 г. колебался от 44,3 до 55,2% за разные десятилетия, и бык Чемпион Англии, имевший коэффициент родственной связи с породой от 26,3 до 45,5%. При создании герефордской породы скота большое значение имел бык Олд Соверейн (Old Sovereing), который произошел от скрещивания брата с сестрой и дал многочисленное первоклассное потомство, широко использованное в племенной работе с герефордами. Существующая популяция герефордского скота в Америке в значительной мере ведет свое происхождение от быка Энксайти 4-й, замечательные качества которого сохранялись в породе путем применения инбридинга на его многочисленных потомков. В редких случаях ведущее значение исходного предка породы или популяции принадлежало отдельным коровам. В качестве примера из

Фиг. 12. Бык Комет, один из выдающихся предков шортгорнской породы, коэффициент инбридинга 47,1% (Райт)

такого рода случаев можно указать на образование голштино-фризского скота в Америке, где исходным предком, широко распространившим свои наследственные задатки в породе, была корова De Kol 2 d.

При изучении любой культурной породы или отдельных заводов мы всегда находим в генеалогии существующей популяции скота отдельных выдающихся по тем или иным качествам животных, которые имели большое значение в улучшении и преобразовании пород. Среди наших отечественных пород, заводская работа с которыми в прошлом хотя проводилась и в очень малых размерах, также имеется много случаев преобладающего использования отдельных животных, принадлежащих к определенным, выдающимся генеалогическим линиям. Такие случаи нами отмечены по ярославскому, серому украинскому и красному немецкому скоту.

Большое влияние наследственных особенностей отдельных животных в преобразовании пород наблюдается не только в племенной работе с крупным рогатым скотом, но также и по другим видам с.-х. животных. Еще Г. Зеттегаст (1880) упоминал, что имена турецкого жеребца Берлея и арабских Дарлея и Годольфина красуются в родословной почти каждой чистокровной (английской) лошади; тип орловского рысака связан с особенностями жеребца Сметанки. То же самое наблюдается и в отношении многих пород овец, собак и других видов животных. Создание белой украинской породы свиней (М. Ф. Иванов, 1933), как известно, было связано с родственным разведением небольшой группы родоначальников породы во главе с хряком Асканий I.

Совершенно понятно, что наследственные задатки отдельных животных могли получить широкое распространение в породе только на первых этапах ее происхождения, когда исходное ядро будущей породы

было еще недостаточно многочисленным. По мере размножения породы, увеличения ее численности, отдельные выдающиеся животные, имея определенное значение в образовании особенностей отдельных стад, уже не в состоянии оказать большого влияния на всю породу в целом.

Накопление и сохранение в потомстве тех или иных выдающихся качеств отдельных животных может быть выполнено только с помощью инбридинга, сопровождающегося строгим, целенаправленным отбором.

Нужно сказать, что в отношении возможности применения инбридинга при разведении домашнего скота существуют разногласия. Они определяются тем, что в отдельных случаях родственное разведение вызывает значительную депрессию в развитии стад, а в других — способствует определенному прогрессу.

Анализ материалов по разведению крупного рогатого скота показывает, что инбридинг вызывает депрессию обычно в тех случаях, когда он осуществляется беспорядочно в силу наличия хозяйственной или других форм изоляции отдельных стад и не сопровождается целенаправленным отбором и подбором; в тех же случаях, когда инбридинг применяется сознательно в отношении отдельных выдающихся по тем или иным качествам животных и сопровождается специальным отбором и подбором желательных форм скота, результаты его применения оказываются положительными. Хотя все же надо сказать, что некоторые элементы риска получить нежелательные результаты имеются также и в последнем случае.

Одним из наиболее важных явлений депрессии стад крупного рогатого скота, возникающих в результате применения инбридинга (особенно беспорядочного), следует признать понижение жизнеспособности молодняка, что выражается в повышенном проценте отхода среди инбридированных телят.

Для выяснения причин этого явления нами произведен специальный анализ производственно-племенных данных по некоторым породам крупного рогатого скота ряда совхозов и племхозов. Результаты этого анализа показывают (Колесник, 1939), что при родственном разведении, именно в первых поколениях, наблюдается повышенный размах изменчивости по живому весу телят при рождении, т. е. наряду с телятами, имеющими средний и крупный вес, в результате инбридинга выщепляется известное число животных с очень малым живым весом при рождении, процент отхода среди которых — независимо от типов спаривания — значительно больший, чем среди телят, имеющих средний и крупный вес.

Вследствие этого инбридированные группы телят, которые при суммарных подсчетах имеют относительно повышенный процент особей с минимальным живым весом при рождении, характеризуются в общем меньшими показателями жизнеспособности. Необходимо отметить, однако, что преобладание особей, имеющих либо минимальный, либо максимальный живой вес при рождении в случае родственного разведения, определяется, главным образом, наследственными особенностями предков телят, в частности их отцов и матерей. Некоторые производители при родственном спаривании дают потомков в преобладающем количестве с максимальным живым весом, а некоторые, наоборот,— с минимальным весом. Таким образом, хотя инбридинг нельзя считать нейтральным способом разведения, так как он повышает размах изменчивости в потомстве и, следовательно, увеличивает процент маложизнеспособных, все же результаты его применения в значительной мере определяются наследственными особенностями исходных при инбридинге предков.

Нужно сказать, что факт повышенного размаха изменчивости признаков в первых генерациях инбридинга известен давно; о нем писал еще Ч. Дарвин (Ch. Darwin, 1876); Нильсон (Nilson, 1933); Кинг (1918, 1919) и ряд других авторов, однако в зоотехнической практике и соответст-

вующей литературе, при объяснении биологической сущности инбридинга, из этих фактов не было сделано соответствующих выводов.

В связи с повышенным размахом изменчивости, возникающей в результате родственного разведения, нередко затрудняется достижение основной цели, ради которой чаще всего сознательно применяется инбридинг, именно: накопление и сохранение в потомстве желательных качеств отдельных животных. Выполнение этой задачи с помощью инбридинга возможно только при условии строгого отбора и подбора таких животных, которые имеют требуемые особенности.

В племенной работе с домашним скотом инбридинг можно применять одновременно в нескольких разных группах одного и того же стада и, таким образом, основать несколько линий различающихся между собой по тем или иным признакам животных. Такая система разведения приводит к значительной дифференциации стада.

Скрещивание представителей отдельных линий между собой позволяет создавать новые типы животных, сочетающие в себе разные (желательные) особенности исходных линий.

Что касается различных типов неродственного спаривания: аутбридинга, грэдинга, кроссбридинга и т. д., то целесообразность применения их в домашнем скотоводстве обычно не вызывает сомнений. Известно, что качество аутбредных животных в отношении роста, продуктивности и жизнеспособности в среднем более высокое, чем инбридированных. Объясняется это проявлением гетерозиса, или внесением в данную популяцию (при межпородных скрещиваниях) некоторых новых генов.

В результате систематического спаривания неродственных друг другу животных в пределах стада сохраняется известное однообразие, затрудняющее формообразовательные процессы. В хозяйствах промышленного типа такая система разведения (применение только аутбридинга и кроссбридинга) является вполне целесообразной, а в племенных хозяйствах для целей выведения новых типов и пород скота следует применять в известном сочетании разные виды родственного и неродственного разведения. Применение инбридинга всегда связывается с определенными конкретными задачами, например, дифференциация стада на отдельные линии, создание новой породы или выравнивание ее в отношении качеств отдельных выдающихся животных и т. д. Все эти работы, естественно, могут выполняться лишь в тех хозяйствах, где имеется возможность обеспечить надлежащий зоотехнический контроль по отбору и подбору требуемых типов животных. Без этого беспорядочное родственное разведение теряет свое формообразовательное значение и скорее может привести к отрицательным, чем к положительным результатам.

Заключение

Резюмируя все вышеизложенное, можно сказать, что происхождение крупного рогатого скота связано с одомашнением четырех форм диких быков — B. primigenius, B. brachyceros, B. indicus и B. turano-mongolicus.

Дифференциация домашнего скота на отдельные породы и последующее изменение этих пород в разных странах и разных эколого-географических областях шли различными путями. На первых этапах домашнего скотоводства разграничение и преобразование пород обусловливалось различными условиями существования (содержания) животных, что определяло разную направленность естественного и искусственного отбора. Естественный отбор в той или иной степени сохраняет свою силу и в условиях разведения домашнего скота, однако по мере развития культурного скотоводства в дополнение, а иногда и в противовес ему все большее и большее значение приобретал искусственный отбор. В наиболее простой форме, на первых порах скотоводства, искусственный отбор осуществлялся на основе оценки внешних признаков животных (по фенотипу);

затем, в более поздние периоды, с развитием знаний о характере наследования отдельных признаков, отбор начал производиться на основе оценки наследственных достоинств животных (по генотипу). Наряду с отбором уже с древнейших времен происходила также и метизация отдельных, более или менее обособившихся групп (пород и отродий) животных. Используя вековой опыт по разведению домашнего скота, скотоводческая практика установила ряд искусственных приемов в племенной работе по изменению и улучшению пород.

В связи с этим темпы преобразования и создания новых пород в условиях домашнего скотоводства значительно более интенсивны, чем у диких животных, размножающихся в естественных условиях существования.

Эволюция пород домашнего скота характеризуется определенной направленностью сообразно тем требованиям, которые ставятся человеком при разведении домашнего скота. Эта направленность определяется характером племенной работы с животными. В настоящее время племенное скотоводство строится на определенных, подчас довольно сложных системах разведения, где учитываются не только условия содержания и качество отдельных животных, но также структура всей породы, состоящей из различных отродий, линий, семейств и т. д. Изучение пород домашнего скота показывает, что общая тенденция к изменчивости признаков у них является практически безграничной. Нет никаких сомнений в том, что существующие средние характеристики пород, так же как и рекордные показатели в отношении роста, скороспелости и продуктивности животных, являются далеко не пределом возможных достижений в этой области. Данные, изложенные в настоящей работе, приводят нас к убеждению, что правильное понимание основных принципов породообразования позволит значительно ускорить и сделать более эффективными практические работы по улучшению и прогрессивному преобразованию существующих пород домашнего скота.

ЛИТЕРАТУРА

1. Богданов Е. А., Как можно ускорить совершенствование и создание племенного стада и пород (Разведение по линиям), Сельхозгиз, 1938.
2. Громова В. И., Первобытный бык или тур (Bos primigenius Boj.) в СССР, Ежегодник зоологич. музея, XXXII, 1931.
3. Дарвин Ч., Изменение животных и растений вследствие приручения, Собр. соч., III, 1900.
4. Дарвин Ч., Происхождение видов, Собр. соч., I, 1896.
5. Зеттегаст Г., Учение о скотозаводском искусстве, перевод Ковалевского, 1880.
6. Иванов М. Ф., Новая порода свиней — украинская степная белая, Пробл. животноводства, I, 1933.
7. Колесник Н. Н., Происхождение и географическое распространение крупного рогатого скота, Изв. АН СССР, серия биолог., II, 1936.
8. Колесник Н. Н., Родственное разведение и жизнеспособность телят ярославского скота, Изв. АН СССР, серия биолог., 6, 1933.
9. Darvin Ch., The effects of cross- and selffertilization in the vegetable Kingdom, London, 1876.
10. Duerst U., Grundlagen der Rinderzucht, Berlin, 1931.
11. King H. D., Studies on inbreeding, Journ. of Exp. Zool., vol. 26, 1, 2; vol. 27, 1; vol. 29, 1, 1918, 1919.
12. Lelthner O. V., Der Ur. Berich. int. Ges. Z. Erhalt. des Wissen., Bd. 2, H. 1—2, 1927.
13. Luch, J. Holbert, J. C. Wilson, Genetic history of the holstein-frisian cattle in the United States, Journ. of Heredit., vol. 27, 2, 1936.
14. Mc Phee and Wrigth S., Mendelian analisis of the pure breeds of Livestock, The shorthorns, Journ. of Heredity, vol. 16, 6, 1925.
15. Nilson F., Studies in fertility and inbreeding in some herbage grasses, Lund, 1933.
16. Willham O. S., A genetic history of hereford cattle in the United States, Journ. of Heredity, vol. 28, 8, 1937.

N. N. KOLESNIK. ON THE BREED FORMATION OF CATTLE

SUMMARY

Summing up the above it may be said that the origin of cattle is bound up with the domestication of four forms of wild bulls: *B. primigenius, B. brachyceros, B. indicus* and *B. turano-mongolicus.*

The differentiation of cattle into separate breeds and the subsequent change undergone by these breeds in different countries and different ecologo-geographical regions, proceeded differently. At the early stages of domestic animal breeding, the differentiation and transformation of the breeds was due to different conditions of the animals existence (maintenance), which determined the tendency of the natural and artificial selections. To a certain degree natural selection remains in force also under the conditions of cattle breeding; however, as cultural cattle breeding develops, supplementing and sometimes even counteracting it, artificial selection becomes more and more important. In its simplest form, when cattle breeding was in its early stage of development, artificial selection was carried out on the basis of the outward appearance of the animals (by the phenotype); in later periods, when more became known of individual characteristic features, selection began to be based on the evaluation of the animals' hereditary merits (by genotype). In addition to selection it was the practice from ancient times also to cross-breed individual, more or less isolated groups (breeds) of animals. Drawing upon the age-old experience gained in breeding cattle, the cattle raising practice has established several artificial methods of changing and improving the breeds.

In this connection, the rate of changing and creating new breeds, is much more intensive under conditions of domestic cattle raising than among wild animals, which multiply under natural conditions of existence.

The evolution of the cattle breeds is characterized by a definite tendency in accordance with the demands made by man who breeds the cattle. This tendency is determined by the character of the breeding work done with the animals. To-day pedigreed cattle-breeding is based on certain, oftentimes quite complicated breeding systems, where not only the conditions of maintenance and the quality of individual animals are considered, but also the structure of the entire breed, consisting of different lines, families etc. A study of the breeds of cattle has shown that the general tendency towards a mutability of their characteristics is practically unlimited. There is no doubt that the existing average characteristics of the breeds, as well as the record figures with regard to size, earliness and productivity of the animals are far from being the limit of possible achievements in this field. The data given in this paper lead us to the conviction that a correct understanding of the main principles underlying breed formation will make it possible to considerably accelerate and render more effective the practical work of improving and progressively transforming the existing breed of cattele.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1, 1941 Classe des sciences biologiques

С. Г. ПЕТРОВ

КОРРЕЛЯТИВНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СКЕЛЕТА КУР ПОД ВЛИЯНИЕМ ОТБОРА

«Соотносительная изменчивость представляет для нас вопрос важный, потому что при изменении одной части вследствие постоянного отбора, производится ли он человеком или природой, другие части организации тоже неизбежно изменяются».

Ч. Дарвин, т. VIII, стр. 537

I. Введение

Домашние куры характеризуются исключительной изменчивостью не только по величине тела, внешности (гребень, оперение и т. п.), мускулатуре, но и по форме скелета. И это несмотря на то, что скелет в большей своей части не является объектом непосредственного воздействия отбора. Устанавливаемые здесь породные наследственные особенности возникли, очевидно, или в результате вариаций, закрепившихся благодаря случайности, или в результате коррелятивных отношений с теми частями организма, которые подвержены воздействию отбора. Вскрытие этих коррелятивных отношений представляет не только общебиологический интерес, но имеет существенное значение для понимания хода эволюции домашней курицы и для ряда вопросов селекции, связанной с изменением особенностей телосложения подопытных животных.

Наиболее четкая группа коррелятивных изменений в отдельных частях скелета связана с «высоконогостью» птиц — особенностью, подвергающейся у ряда пород систематическому воздействию со стороны искусственного отбора.

Установить эту группу мне удалось при анализе скелетов, изготовленных из вполне взрослых (в большинстве 2-летних и старше) животных лучших в СССР селекционных рассадников или лучших хозяйств, являющихся членами Московского т-ва птицеводов и неоднократно премированных на московских выставках. В качестве контроля были использованы скелеты местных кур из глубинных пунктов Сталинградской и Пермской областей. В течение длительного ряда поколений эти группы кур не подвергались воздействию систематического направленного искусственного отбора. По общей величине тела и форме отдельных частей скелета местные куры из обоих мест оказались удивительно схожими, и поэтому материал по ним привожу вместе.

Количество скелетов из животных отдельных пород было таково: бентамки 7 и 10; леггорны 24 и 13; местные 24; род-айланд 44 и 8; виандот 8 и 1; орпингтон 8 и 2; минорки 8 и 8; лангшан 6 и 8 (первая цифра относится к курам, вторая — к петухам). Большинство скелетов род-айланд было предоставлено в мое распоряжение К. В. Зеленской, за что выражаю ей благодарность.

II. Кости ног

Степень высоконогости кур обусловливается многими особенностями строения их тела. В первую очередь, конечно, имеет существенное влияние относительная длина ног по сравнению с общими размерами тела. Но помимо этого имеет влияние и положение отдельных костей ног. Они могут располагаться почти по вертикальной линии и зигзагообразно. В последнем случае птица, конечно, будет казаться значительно более низконогой. Степень же зигзагообразности в расположении отдельных костей ног в первую очередь обусловливается соотношением положения вертлужных впадин и центром тяжести тела. Характер высоконогости, вероятно, находится в связи и с особенностями строения таза, к которому прикрепляются мышцы ног. Не без изменения остаются и последние, так как работа мышц при вертикальном и зигзагообразном поставе ног, конечно, не одинакова.

Однако прежде чем разобраться во всех этих вопросах, остановимся на соотношении отдельных костей ног, поскольку оно в видовом разрезе весьма непостоянно (см., например, Дюрст, 1936); не постоянно оно и у отдельных кур. Не следует упускать из внимания, что птицевод при стремлении изменить высоконогость своих кур в первую очередь обращает внимание на длину цевки (у большинства пород не покрытую перьями), затем на длину голени (всю покрытую перьями) и совсем не обращает внимания на длину бедра (с трудом лишь прощупываемого в толще окружающих его мускулов). Отсюда казалось бы вполне естественным ожидать существенного различия в относительной длине указанных костей коротко-нормально и длинноногих пород. Имеющийся в моем распоряжении материал, а также материал, собранный Ландауэром (1934) и Кабыстиной (рукопись), не оправдывают этого ожидания. У изученных мною скелетов, как у кур и у петухов, сходных по породе, так и у птиц разных пород, длина отдельных костей оказалась удивительно одинаковой. Цифры по породам, на основании которых я прихожу к этому заключению, следующие:

	Бедро	Голень	Цевка
Бентамки	0,298	0,419	0,283
Леггорны	0,291	0,419	0,290
Местные	0,298	0,421	0,281
Род-айланд	0,297	0,422	0,281
Виандоты	0,292	0,422	0,286
Орпингтон	0,292	0,422	0,286
Минорки	0,287	0,420	0,293
Лангшаны	0,285	0,418	0,297
В среднем по всему материалу	0,293	0,420	0,287

О крайне незначительных отличиях можно говорить лишь в отношении минорок и лангшан. У них действительно цевка относительно чуть-чуть длиннее цевки других пород, а бедро на такую же незначительную величину короче. Ничтожность этого отличия особенно ясно видна из сопоставления следующих вариационных рядов, характеризующих индивидуальную изменчивость относительной величины этих костей у данных и остальных пород:

Относительная величина	27	28	29	30	31
Бедро					
Лангшаны и минорки	—	10	19	1	—
Другие породы	1	6	60	69	8
Цевка					
Лангшаны и минорки	—	2	16	11	1
Другие породы	8	41	84	10	1

Если бы изменение длины цевки лишь частично отражалось на изменении длины двух других костей ноги, то ее изменчивость была бы

больше, нежели изменчивость последних. В действительности этого не наблюдается. Коэффициенты индивидуальной изменчивости относительной длины отдельных костей ног, по моему материалу, оказываются такими: цевка — 26,1%; голень — 11,4% и бедро — 25,3%.

Все эти данные можно объяснить только тем, что рост всех трех костей задних конечностей кур обусловливается одними и теми же факторами (эндокринный, нервный аппарат и др.), а поэтому всякое наследственное изменение длины одной из них вместе с тем одновременно является эквивалентным же изменением и других костей. Дополнительными доказательствами этому могут служить наблюдения упоминавшихся авторов о постоянстве соотношения длины костей конечностей у цыплят в течение всего периода развития. При этом, по данным Ландауэра, «нормальное» соотношение костей ног оказывается даже и у коротконожек, характеризующихся очень резким укорочением конечностей под влиянием доминантного гена с рецессивным летальным действием.

Отсутствие полового и породного различия в соотношении костей ног позволяет в дальнейшем для характеристики высоконогости использовать длину не отдельных костей, а сумму их длин, выражаемую в единицах длины туловища. За последнюю величину принимаю сумму длин лопатки и таза. Это, конечно, не полная длина туловища, но достаточно близкая к последней, которая иным путем не может быть определена с достаточной точностью.

Породные различия в относительной длине ног характеризуются следующими цифрами:

	Куры	Петухи
Бентамки	1,61	1,65
Местные	1,66	—
Леггорны	1,69	1,75
Орпингтон	1,69	—
Род-айланд	1,70	1,75
Виандоты	1,71	—
Минорки	1,75	1,85
Лангшаны	1,83	1,94

Межпородные различия несомненны. Они достигают величины 22 и даже 29%. Если бы лангшаны характеризовались такой же относительной длиной ног, как, например, местные куры, то у них кости ног были бы короче на 4,5 см у кур и на 6,5 см у петухов.

Эти различия настолько существенны, что даже при учете индивидуальной изменчивости крайние породы вполне ясно отличаются друг от друга, что видно из следующих вариационных рядов:

Вариационные ряды

Отн. дл. ног		1,51	1,54	1,57	1,60	1,63	1,66	1,69	1,72	1,75	1,78	1,81	1,84	1,87	1,90	1,93	1,96	1,99	2,02	2,05
Лангшаны	♂	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	2	—	1	1	1	1	1	1
	♀	—	—	—	—	—	—	—	1	2	—	—	1		—	—	—	—	—	—	—
Минорки	♂	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	3		—	—	—	—	—	—	—
	♀	—	—	—	—	—	1	1	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Местные	♀	1	—	1	1	7	3	7	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Бентамки	♂	—	1	—	—	3	1	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	♀	—	1	—	3	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Несомненны и половые различия. У всех пород петухи оказываются на 4—10% более длинноногими, нежели куры. В переводе в абсолютные величины эта разница у бентамок равняется 6 мм, а у лангшан даже 22 мм в длине очищенных костей ног. Правда, здесь различия затрагивают лишь средние показатели, вариационные же ряды петухов и кур очень резко трансгрессируют друг с другом.

В породных и половых различиях особый интерес представляет наличие довольно четкой границы между высоконогими и нормальноногими

породами. Бентамки, леггорны, орпингтоны, род-айланды и виандоты, не подвергшиеся специальной селекции на изменение высоконогости, имеют ноги почти такой же относительной длины, как и местные. У всех этих пород половые различия выражаются 4—6%. Крайними как по высоконогости, так и по величине половых различий (достигающих 11%) оказываются лангшаны, специально селекционируемые на эту особенность. У минорок высоконогость также является одной из существенных статей, но от них требуется и яйцо. Здесь поэтому половые различия столь же велики, как и у лангшан (петух минорка должен быть особенно высоконогим), но относительная длина ног все же меньше.

Выше указывалось, что характер высоконогости кур может обусловливаться в некоторой степени также соотношением положения вертлужных впадин и центра тяжести тела. Особенно ярко это видно на молодках во время начала у них половой деятельности. Сильно увеличивающиеся в это время половые органы и пищеварительная система приводят к перемещению центра тяжести тела в каудальном направлении. Дабы сохранить равновесие, заносящаяся молодка должна перенести и точку опоры ног о землю также в каудальном направлении. Так как изменение положения бедра затруднено окружающей его уже сложившейся мощной мускулатурой, то перемещение точки опоры ног происходит в основном за счет увеличения наклонного положения голени, что делает всю конечность как бы более короткой, отчего курица кажется более низконогой. Обратный процесс происходит у цыплят в первые 10 дней их жизни, когда из-за рассасывания желтка центр тяжести тела перемещается в краниальном направлении.

Понятно, что описанное только что изменение высоконогости курицы за счет изменения зигзагообразности расположения отдельных костей ног не может существенно отразиться на изменении в какую-либо сторону таза или других частей скелета, так как их формирование к периоду полового созревания обычно уже заканчивается. Но непропорционально длинные ноги минорок и лангшан, при сохранении относительного положения по длине туловища вертлужных впадин [1], должны иметь несколько иной наклон бедра, чем у остальных кур. У них перемещение точки опоры ног достигается меньшим наклоном бедра просто потому, что последнее значительно более длинно. Другими словами, высоконогость длинноногих кур непропорционально больше высоконогости нормальноногих кур за счет более вертикальной постановки всех костей ног. Более же вертикальный постав бедра у длинноногих птиц вызывает изменение в работе мышц голени, которые теперь, будучи более короткими, должны в то же время быть более мощными. Последнее, естественно, должно вызвать и более мощное развитие каудальной части таза, где прикрепляются эти мышцы.

Для определения степени развития каудальной части таза можно использовать два промера: 1) от каудальной части вертлужной впадины до каудального конца подвздошной кости — CB; 2) от каудального конца подвздошной кости до каудального конца седалищной кости — BD. Величина первого промера у разных пород одинакова как в отношении общей длины туловища, так и в отношении длины подвздошных костей. Поэтому для характеристики величины каудальной части таза целесообразно использовать индекс — BD : CB.

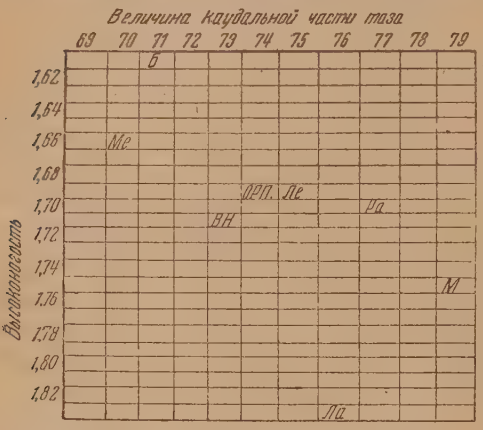
Каких-либо половых различий в величине последнего индекса уловить не удалось, но породные различия достигают значительных размеров, почти в 10%. Следующие вариационные ряды, характеризующие индиви-

[1] В среднем по пяти породам расстояние от каудального края вертлужных впадин до каудального конца подвздошных костей в единицах длины туловища (сумма длин лопатки и таза) оказалось равным у кур 0,261 и у петухов 0,268; крайними же породами оказались леггорны 0,263 и лангшаны 0,272.

дуальную изменчивость у наиболее крайних и многочисленных пород, подчеркивают достоверность этих различий:

Велич. BD/CB	58—59	60—61	62—63	64—65	66—67	68—69	70—71	72—73	74—75	76—77	78—79	80—81	82—83	84—85	86—87
Местные	1	—	—	4	5	4	4	1	2	1	—	1	—	—	1
Род-айланд	—	—	—	1	—	1	3	8	10	12	5	6	4	1	1

При этом породные различия по относительной величине каудальной части таза оказываются в большой коррелятивной связи с высоконогостью (фиг. 1). Наиболее глубоким в каудальной своей части оказывается таз у пород с относительно более длинными ногами. Следовательно, высказанное выше соображение о том, что у более длинноногих птиц бедро занимает более вертикальное положение, а это вызывает и более мощное развитие каудально-латеральной части таза, особенно в ее глубине, правильно. Понятно, что эти породные зависимости наклона бедра и степени развития костей таза от длинноногости возникают у отдельных индивидуумов независимо, постепенно, исторически. Индивидуальные же различия в длине ног у птиц, принадлежащих к одной и той же породе или популяции местных кур, не могут быть связаны с подобными же различиями и в строении таза.



Фиг. 1. Связь величины каудальной части таза с высоконогостью

III. Кости крыльев

Различия в длине ног у кур отдельных пород связаны не только с различиями в строении седалищных костей таза. Кости ног относятся к особому классу так называемых трубчатых костей, входящих в состав еще передних конечностей. Сходство анатомических особенностей костей ног и крыльев предопределяет собой синхронность в их развитии, синхронность того же порядка, какая наблюдается в развитии, например, отдельных костей ног. Для удобства анализа я выражаю общую максимальную длину плечевой и локтевой костей в единицах длины туловища. В этом случае средние величины оказываются такими:

	Куры	Петухи
Орпингтон	0,859	—
Бентамки	0,873	0,894
Виандоты	0,876	—
Местные	0,878	—
Леггорны	0,881	0,883
Род-айланды	0,890	0,892
Минорки	0,906	0,948
Лангшаны	0,913	0,930

Половые различия здесь достигают сколько-нибудь существенной величины лишь у минорок и лангшан, а у леггорн и род-айланд их не заметно. Породные же различия оказываются существенными, достигая между бентамками и лангшанами (как по курам, так и по петухам)

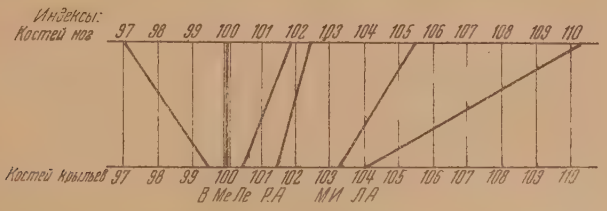
4% длины туловища. Достоверность этих различий видна из следующих вариационных рядов:

Относительн. длина костей крыльев	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96
Местные	1	—	1	5	3	5	2	3	3	1	—	—	—	—
Лангш. и минор. (♀)	—	—	—	—	1	3	—	2	4	—	1	2	—	1

Помимо статистической достоверности, породные различия по относительной длине костей крыльев коррелируют в очень большой степени с породными различиями в относительной длине ног, что видно из следующей решетки:

Ноги	Плечевые + локтевые кости						
	0,850—0,859	0,860—0,869	0,870—0,879	0,880—0,889	0,890—0,899	0,900—0,909	0,910—0,919
0,160—0,164			бент.				
0,165—0,169	орп.		мест.	ле.			
0,170—0,174			вн.		р. а.		
0,175—0,179						мин.	
0,180—0,184							ла

Биологическая, а не случайно-историческая природа данной корреляции доказывается высокой корреляционной зависимостью анализируемых особенностей и у отдельных кур одной и той же породы. Данные по пяти наиболее многочисленным породам показывают, что более длин-



Фиг. 2. Соотношение между индексами костей ног и крыльев

ноногие куры оказываются также и более длиннокрылыми, и наоборот. То же самое наблюдается и у петухов. Очень высокую степень положительной корреляции ($r = >+87$) между абсолютными длинами отдельных костей крыльев и ног у 276 кур белых леггорн нашел также Райт (1932).

Разобранные корреляции не дают, конечно, оснований считать, что любое наследственное изменение в длине ног вызывает эквивалентное изменение и в длине костей крыльев. Против подобного предположения говорит уже то, что половые и породные различия по костям крыльев менее резки, чем по костям ног. Более же ярко характер этой зависимости вскрывается при сопоставлении уклонения отдельных пород от местных кур. В целях удобства подобного сопоставления, примем относительные длины кости ног и крыльев у местных кур за 100, тогда для отдельных пород получим такие цифры, изображенные в форме графика и на фиг. 2.

	Ноги	Крылья
Орпингтон	101,8	97,8
Бентамки	97,0	99,4
Виандоты	103,0	99,7
Местные	100,0	100,0
Леггорны	101,8	100,4
Род-айланды	102,4	101,4
Минорки	105,4	103,2
Лангшаны	110,2	104,0

Здесь видна совершенно четкая «регрессия», исключением из которой являются орпингтоны и виандоты — породы, представленные небольшим числом животных.

IV. Коракоиды

В пояс передних конечностей входят так называемые коракоидные кости, которые у птиц по всей структуре приближаются к костям трубчатым. Отсюда есть основание надеяться найти коррелятивную связь длины костей ног и коракоидов.

Анализ в этом направлении материалов по курам род-айланд показал, что между длиной суммы костей ног и длиной коракоидов, выраженных в единицах длины туловища, имеется несомненная положительная корреляция, порядка $r = +484 + 0{,}123$. Эта цифра подтверждает высказанное положение об анатомическом сходстве сопоставляемых костей.

Внутри- и межпородный анализ не вскрыл каких-либо половых различий в относительной длине коракоидов. Точно так же большинство рассмотренных пород оказалось удивительно, до тождества, сходным по этой части скелета. Но лангшан и, вероятно, минорки — высоконогие породы — оказались с несколько относительно более длинными коракоидами. Если остальные породы характеризуются индексами 0,346—0,350, то лангшаны 0,362. Неслучайность этих различий доказывается специфическими вариационными рядами:

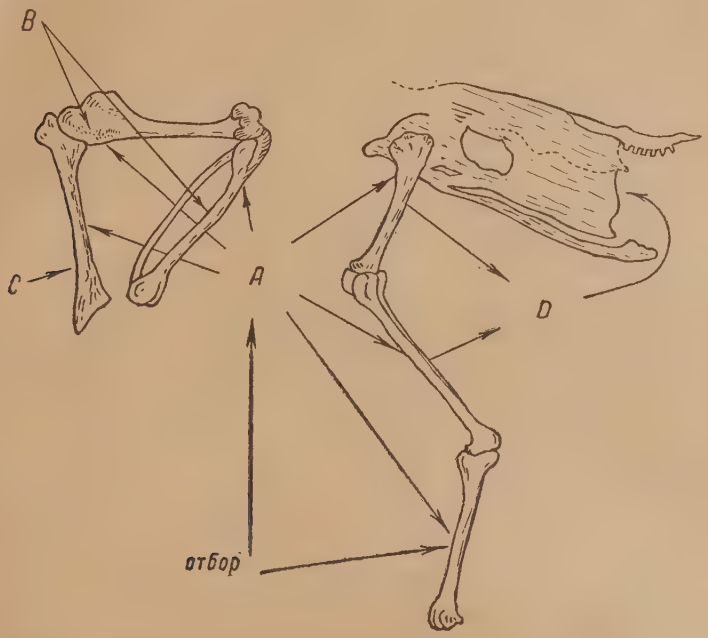
Относительная длина коракоидов	0,33	0,34	0,35	0,36	0,37	0,38	0,39	0,40
Род-айланды	8	20	11	7	2	—	—	—
Минорки	2	3	4	4	1	2	—	—
Лангшаны	1	—	2	5	5	—	—	1

Увеличенная длина коракоидов у минорок без принятия во внимание их биологической корреляции с длиной костей ног была бы совершенно непонятной. Стандарт минорок предусматривает для этой породы длинное, т. е. неглубокое туловище, а коракоиды как раз характеризуют собой степень развития передней глубины тела. Чем относительно длиннее коракоиды, тем туловище будет более глубоким или относительно более коротким. Следовательно, птицеводам, стремящимся иметь длинных высоконогих кур типа минорок, приходится преодолевать серьезные затруднения, вытекающие из биологической положительной корреляции селекционируемых в разных направлениях особенностей скелета. Не этим ли объясняется довольно быстрая потеря «типа минорки» при прекращении соответствующего отбора?

V. Заключение

Исключительная изменчивость организма домашних кур захватывает и его скелетные особенности. Через искусственный отбор многие из этих изменений переведены в разряд породных различий. Исторически в этом процессе оказывалось не совсем ясным образование породных различий по таким особенностям скелета, которые не могли подвергаться непосредственному воздействию искусственного отбора. Например, если принять за единицу измерения всех костей длину туловища, то у лангшан по сравнению с местными (не селекционировавшимися) курами длина ног больше на 17%, длина крыльев на 3,5%, длина коракоидов на 1,6% и величина каудального края седалищных костей на 6%. Произведенный анализ позволяет утверждать, что изменения во всех этих частях скелета обусловлены различной степенью коррелятивной связи последних с цевкой, подвергавшейся отбору. При этом обнаружилось, что длина отдельных костей ног связана фактически полной корреляцией, почему возможно объединение всех биологических факторов роста, влияющих на них в одной группе (фиг. 3). Очень существенная связь обнаружена между

длиной костей задних и передних конечностей. Очевидно, факторы *A* оказывают большое воздействие и на кости крыла, поскольку последние имеют такую же анатомо-гистологическую структуру, как и кости ног (те и другие — трубчатые). Несомненная связь существует также между длиной костей ног и коракоидами (у птиц они по своей структуре близки к трубчатым костям). Факторы роста *A*, очевидно, оказывают влияние и на последние. Однако неполная зависимость в развитии костей задних конечностей и костей передних конечностей, а также коракоидов заставляет считать существование для последних условно самостоятельных факторов роста.



Фиг. 3. Схема изменения отдельных частей скелета курицы при изменении длины цевки. *A* — факторы роста трубчатых костей; *B* — специальные факторы роста костей крыла; *C* — специальные факторы роста коракоидов; *D* — мышцы ног
Толщина изображения видов указывает на относительное количество экземпляров. Сплошной линией соединены разновидности. Пунктиром указаны предполагаемые генетические соотношения. Стрелки указывают направление миграции.

Используя установившуюся терминологию, можно назвать факторы *A* общими факторами роста, а факторы *B* и *C* — частными факторами роста. О биологической природе этих факторов по материалам настоящего сообщения судить нельзя. Может быть, факторы *A* в основном являются секрецией гипофиза, как известно, оказывающей исключительно сильное влияние именно на рост трубчатых костей.

Более мощное развитие бедра и голени у длинноногих пород кур связано и с более мощным развитием каудального края седалищных костей. Эту связь можно объяснить таким образом. Различие в степени развития костей ног у разных пород кур влечет за собой изменения и в мощности прикрепляющихся к ним мышц. Изменение последних может происходить как потому, что в развитии костей и прикрепляющихся к ним мышц существует определенная биологическая зависимость, так и потому, что более мощные конечности нуждаются и в более мощной мускулатуре.

Длительный отбор наиболее длинноногих и крепконогих животных способствовал закреплению последнего соотношения. Но изменение мощности развития мускулатуры ног, в силу только что изложенных причин, вызвало и изменение в величине каудального края седалищных костей таза. Этот процесс отражен также на схеме, через включение в нее *D* с привходящими и отходящей стрелками. Если это объяснение верно, то перед нами довольно интересный пример сложного действия «общих» факторов роста на некоторые из частей организма.

Все эти факты и теоретические построения интересны не только с общебиологической точки зрения, но и с точки зрения более ясного понимания путей образования особенностей телосложения некоторых пород кур. В самом деле: человек через соответствующий отбор мелких уклонений стремился изменить в ту или иную сторону длину цевки, но фактически своим отбором он изменял качество «общих» факторов роста, и благодаря этому изменялись самые разнообразные особенности организма, особенности, не нужные человеку или даже отбираемые им в противоположном направлении. Например, зачем нужны более длинные кости крыла у высоконогих, но нелетающих лангшан? Зачем нужны длинные коракоиды у минорок, когда стандарт этой породы требует узкого длинного туловища? Здесь перед нами примерно такого же рода затруднения селекционеров, какие встречаются и перед селекционерами, стремящимися создать исключительно лохмоногих кохинхин, но без ястребиного подколенка. Все их старания оказываются безрезультатными, так как опушенность передней стороны цевки и ястребиный подколенок обусловливаются в своем развитии одним и тем же геном. Селекционеры вынуждены в последнем случае итти на компромисс, добиваясь подколенка из мягких перьев. В случае скелетных корреляций положение не такое безнадежное, но все же учитывать его при создании новых форм необходимо.

Институт генетики
Академии Наук СССР

Поступило 26.VI.1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Дарвин Ч., Собрание сочинений, издание Лепковского.
2. Дюрст, Экстерьер лошади, 1936.
3. Кабыстина П. А., Изучение телосложения кур пород леггорн и род-айланд в постэмбриональный период развития, рукопись.
4. Landauer W., Studies on the creeper fowl. VI. Skeletal growth of creeper chickens, Bull. 193 Storrs Agr. Exp. St., 1934.
5. Wright S., General, group and special size factors, Genetics 17: 603—619, 1932.

S. G. PETROV. CORRELATIVE CHANGES OF THE SKELETON OF CHIKENS UNDER THE INFLUENCE OF SELECTION

SUMMARY

An analysis of the skeletons of several breeds of domestic hens has revealed a very substantial inter-dependence between the length of individual bones of the leg and of the wings, as well as between the length of the coracoids and the degree of development of the caudal part of the sciatic bones. This paper is an attempt to explain these dependences by the existence of general and individual factors of growth (fig. 3), probably representing the secretion of separate glands, hypophysis in the first place. The discovery of the regularity in the degree of development of the separate parts of the fowl's skeleton is of considerable importance to the selection practice, since it has to be considered in changing animal types already formed.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 6, 1941 Classe des sciences biologiques

А. Я. БАЗИКАЛОВА

ПОГЛОЩЕНИЕ КИСЛОРОДА БАЙКАЛЬСКИМИ АМФИПОДАМИ

Своеобразие фауны Байкала, ее обособленность и почти полное отсутствие связи с общераспространенными формами ставят перед каждым исследователем, изучающим животный мир этого озера, вопрос о происхождении его фауны и причинах, препятствующих, с одной стороны, ее распространению за пределами Байкала, с другой — проникновению в него фауны обычной пресноводной, встречающейся, как правило, лишь в его сорах и заливах. Систематика не выясняет причин эндемизма фауны Байкала. Одним из путей для разрешения этого вопроса является изучение биологии эндемичных форм, могущее пролить свет на черты, отличающие эндемичные формы от общераспространенных, может быть, дать указание в некоторых разделах на ранее существовавшие условия, при которых формировалась эта фауна. С этой целью Байкальской лимнологической станцией намечен ряд работ, ставящих своей задачей освещение основных вопросов биологии эндемичных форм, в первую очередь амфипод — этой главной составной части байкальской фауны.

Настоящий очерк посвящен изучению поглощения кислорода некоторыми видами байкальских амфипод и сравнению этого процесса с таковым у широко распространенного в пресных водах Gammarus pulex.

Исследования поглощения O_2 производились у возможно большего числа форм с разных глубин. Из форм прибрежных были взяты Echinogammarus verrucosus Dyb., E. cyaneus Dyb., E. maacki Dyb., Pallasea cancelloides Gerstf., Brandtia fasciata Stebb. и Echinogammarus sp.; из форм средних глубин до 30—40 м — Spinacanthus parasiticus Dyb., Echinogammarus violaceus Dyb., Acanthogammarus victorii Dyb.; из форм с глубин 100—200 м — Ommatogammarus albinus Dyb., Parapallasea lagowskii Dyb., P. puzylli Dyb. и Acanthogammarus albus Garj; из специфически глубинных с 600—1000 м — Parapallasea lagowskii, Brachyuropus reicherti Dyb., B. grewingki Dyb., Abyssogammarus swartschewskii Sow. и Garjajewia cabanisi Dyb.[1].

Так как большинство описываемых в литературе установок для измерения поглощения O_2 отличается большей или меньшей сложностью и направлено, главным образом, к изучению периодичности поглощения, что не являлось нашей основной задачей, мы избрали для своих исследований наиболее простую методику, которая, тем не менее, по словам Крог (Krogh, 1916), является «aussi simple que parfait». Для изучения предельных концентраций кислорода гаммариды помещались в склянки вместимостью в 0,5—1 л, которые предварительно 20—30 мин. выдерживались в баке с свежей водой; туда же помещались и склянки для взятия образцов воды

[1] Особое внимание обращено было на установление предельных концентраций O_2, при которых наступает гибель у разных экологических групп Amphipoda, и выяснение различий в интенсивности поглощения у различных форм, байкальских и небайкальских.

для определения O_2 при начале опыта; таким образом, к началу опыта достигалась более или менее однородная среда во всех сосудах. После того, как Amphipoda были посажены в банки, последние закрывались плотно притертыми или резиновыми пробками и оставлялись в том же баке до конца опыта; благодаря содержанию в большом объеме воды через требуемые промежутки времени температура повышалась не очень значительно. Банки вынимались из бака, несколько раз переворачивались и при помощи сифона брались пробы на содержание O_2. Для определения периодичности поглощения O_2 брались аквариальные четырехугольные банки вместимостью 3,5 л, в них помещались Amphipoda, и поверхность воды заливалась толстым слоем жидкого парафина. Пробы брались через известные промежутки времени сифоном. Кислород определялся по методу Винклера; в некоторых случаях определялось и содержание CO_2 методом Tillman и Heublein. Наибольшее количество опытов проделано с Echinogammarus verrucosus, формой, водящейся в изобилии под прибрежными камнями и легко переносящей содержание в искусственных условиях.

Для установления предельных концентраций для Echinogammarus verrucosus последний помещался в литровые банки, которые ставились либо в лаборатории, либо на леднике. Недостатком опытов, производившихся при низкой температуре, является их чрезмерная длительность — 100 — 335 часов, однако и в них мы видим, что гаммариды доживают до предельных содержаний O_2, которое в этих случаях оказывается даже несколько ниже, чем в опытах кратковременных с более высокими температурами. Последнее обстоятельство легко находит себе объяснение в том, что при повышении $t°$ степень интенсивности процессов обмена в организме значительно повышается и тех количеств O_2, которые вполне удовлетворяли потребностям животного при низкой $t°$, становится уже недостаточно, и животное гибнет (Meyer, 1914; Schulz [1]). Причиной гибели при высокой $t°$ считается функциональная неспособность организма покрыть необходимую потребность в O_2.

Таблица 1

Опыты с Echinogammarus verrucosus

№ опыта	Длительность, час.	Количество Echinogammarus	Температура	Содержание O_2		Примечание
				нач.	конечн.	
5	144	1	14,4—12,0	6,89	1,05	Погиб
7	335	1	4,2	6,72	0,59	Еще жив, но движения уже не ритмичны
8	24	1	3,5	6,89	5,33	Жив
9	31	5	14,5—12,0	6,99	1,17	Погибли все
10	73	1	3,3	6,89	3,98	Жив
11	20	5	14,4	6,24	0,75	Погиб один, остальные живы
12	100	5	3,4—6,3	6,69	0,01	Все погибли
17	28	5	19,2	6,82	0,19	То же
18	21	5	19,2	7,04	0,64	»
32	18	5	14,0	7,31	0,41	Погиб один
33	36	5	8,0	7,31	0,22	Все погибли
34	15	12	13,6	6,58	0,43	Погибло 9
35	15	12	13,6	6,58	0,49	Погиб 1

В табл. 1 представлены результаты опытов с Echinogammarus verrucosus.

В опытах № 12 и 17 проба воды взята через несколько часов после гибели гаммарид, когда начавшееся разложение еще уменьшило количество кислорода и цифры не дают предельной концентрации, но являются сильно преуменьшенными. Таким образом, мы видим, что при $t°$ от

[1] Цитировано по H. Potonié (1924).

3 до 8° Echinogammarus verrucosus начинает гибнуть при $O_2 = 0{,}59$ см³/л; окончательно смерть наступает при 0,22 см³/л; при $t°$ 13,6—14,4° гибель Echinogammarus начинается при $O_2 = 0{,}41$—0,75 см³/л; при 19° они гибнут уже при гораздо более высоком содержании O_2 — 0,64, 1,05 и 1,17 см³/л. Конечно, вовсе не следует, что гаммариды могут жить длительное время при таком низком содержании кислорода: в аквариумах уже при концентрации его ниже 2 см³/л начинается массовая гибель. Ранее проведенные опыты показали, что нормальное существование Echinogammarus verrucosus и некоторых других байкальских гаммарид возможно лишь при концентрациях O_2 не ниже 4,0 см³/л; при содержании же O_2 в пределах от 2 до 4 см³/л достаточно какой-либо внешней причины, например повышения температуры, чтобы вызвать их гибель.

Таблица 2

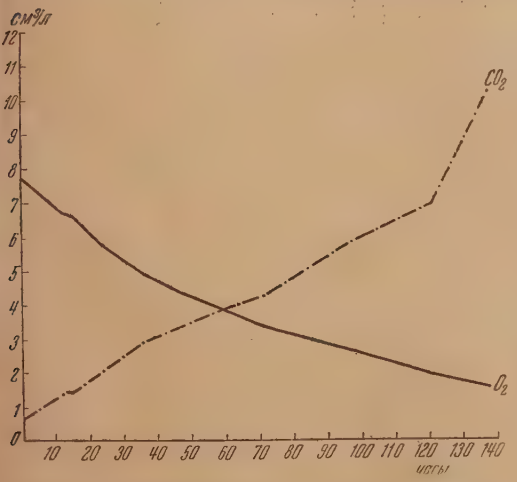
Интенсивность поглощения O_2

Длительность, час.	Концентрация O_2, см³/л	Поглощение O_2 в час, см³	Температура
0	7,58	0,66	12,2
15	6,49	0,48	18,7
24	5,72	0,37	19,0
37	4,83	0,27	18,8
48	4,32	0,22	18,7
61	3,78	0,23	17,6
71	3,32	0,09	17,6
98	2,59	0,07	18,0
121	1,89	0,05	18,0
139	1,49	—	19,0

Итак, для Echinogammarus verrucosus концентрации O_2 около 1,20 см³/л являются уже губительными; при известных условиях (низкая температура, хорошее состояние гаммарид) они могут еще дожить до значительно более низких концентраций, около 0,20 см³ в литре.

Ряд опытов был посвящен анализу изменений интенсивности поглощения O_2 в разное время от начала опыта. Методика приведена выше. Опыт производился с двумя экземплярами Echinogammarus verrucosus. Результаты его даны в табл. 2. При вычислении поглощения в час бралась не концентрация, а абсолютное содержание кислорода.

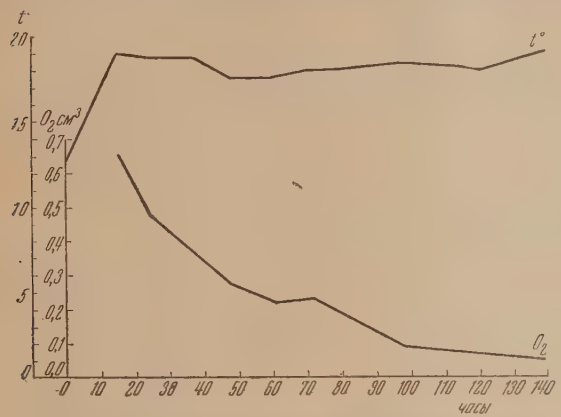
Если мы попытаемся изобразить полученные величины графически, то увидим, что концентрация O_2 в аквариуме во все время опыта понижалась равномерно, что же касается CO_2, то она дает скачок в самом конце опыта как в аквариуме с Echinogammarus, так и в контрольном. Поглощение O_2 также понижается почти равномерно до тех пор, пока концентрация его не достигнет 3,78—3,32 см³, после чего поглощение резко падает с 0,23 см³ в час до 0,09 см³, и после этого изменяется лишь незначительно до конца опыта (фиг. 1, 2)



Фиг. 1. Echinogammarus verrucosus. Изменение концентрации O_2 и CO_2 (см³/л)

Недостатком этого опыта является его чрезмерная длительность (139 часов), при которой несомненно гаммариды за это время ослабели, и нормальная картина поглощения O_2 была несколько нарушена. Для сокращения опыта, а также для того, чтобы проследить, как изменяется поглощение O_2 в первые часы, этот же опыт был повторен в тех же условиях, но с пятнадцатью экземплярами Echinogammarus. Результаты приведены в табл. 3. Для сравнения с предыдущим цифры поглощения приведены к 2 экземплярам.

Этот опыт распадается на две части: первая от 0 до 12 час. и вторая от 12 до 24 час. На графике (фиг. 3а), отражающем результаты опыта, мы видим, что кривая концентрации O_2, так же как и в предыдущем случае, изменяется с совершенной постепенностью, однако гораздо более круто, так как время опыта сокращено. Что касается поглощения O_2 (фиг. 3), то в первые часы опыта оно значительно повышается, может быть, вследствие повышения температуры, затем постепенно падает.



Фиг. 2. Echinogammarus verrucosus. Поглощение O_2 (см³)

Резкого падения и почти полной приостановки поглощения O_2 при низкой концентрации O_2, как в предыдущем опыте, не наблюдается, однако противоречия в этом нет, так как конечные стадии первого опыта проходили при гораздо более высокой температуре, 17,6—19,0°, при которой, как уже отмечалось выше, гаммариды предъявляют гораздо большие требования по отношению к кислороду; во втором же опыте только в первые 12 часов температура достигала 16,6°, в последующие же она держалась на 12,8—13,2°. Следовательно, как мы знаем из вышесказанного, предельные концентрации O_2 должны быть значительно ниже. В первой половине опыта довольно резкое снижение поглощения (10,19 до 0,11) мы наблюдаем между 10 и 12 часами при концентрации O_2 4,09—3,34 см³/л, что также вполне сходится с данными предыдущего опыта; во второй — между 22 и 24 часами при $O_2 = 1{,}53$—1,11 см³/л.

Таблица 3

Изменение поглощения O_2

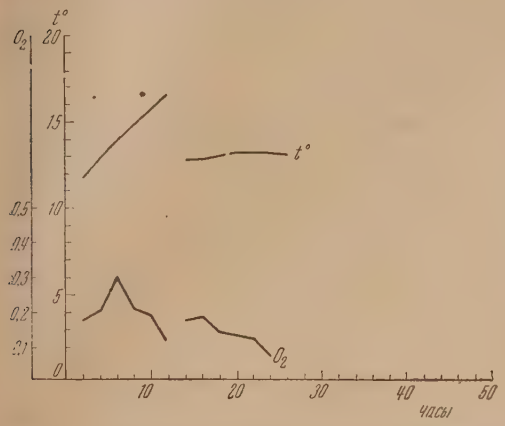
Длительность, час.	Концентрация O_2, см³/л	Поглощение O_2 в час, см³	Температура
0	7,38	0,23	9,7
2	6,66	0,20	11,7
4	6,27	0,30	12,8
6	5,43	0,21	13,8
8	4,77	0,19	14,7
10	4,09	0,11	15,7
12	3,34	0,17	16,6
12	4,10		12,8
14	3,65	0,18	12,8
16	3,08	0,14	13,0
18	2,59	0,13	13,1
20	2,10	—	13,2
22	1,53	0,12	13,2
24	1,11	0,07	13,1

К сожалению, продлить опыты и проследить, как пойдет поглощение, до конца не удалось. На усиленное поглощение O_2 в первые часы опыта указывает целый ряд авторов, которые расходятся лишь в сроках этого усиленного поглощения, распространяя его одни на несколько минут, другие до 5 часов (Keys).

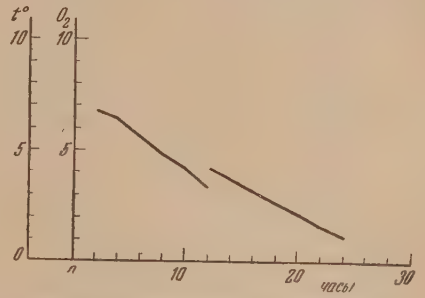
В дальнейшем поглощение все время понижается. Так, Бодэн (Baudin, 1929) в опытах с Nebalia geoffroyi получил высокое поглощение O_2 в течение первого часа опыта, равномерное понижение в период от 2 до 10 часов и резкое падение после 10 часов при содержании O_2 1,6 см³/л. Асфиксия наступает при содержании O_2 около 0,5 см³/л. Могло возникнуть сомнение, не вызывается ли гибель Amphipoda, кроме недостатка O_2, также накоплением CO_2, специфически токсическое действие которой было отмечено рядом авторов [для Nebalia Geoffroyi (Бодэн, 1929); Никитинский (Nikitinsky, 1928); Жолье и Реньяр (Jolyet et Regnard, 1877); Винтерштейн (Winterstein, 1908) и др.] Однако, все они указывают, что токсичность CO_2 сказывается только при очень высоких концентра-

циях. Так, Винтерштейн для рыб дает 64,0 см³/л; Жолье и Реньяр — 211 см³/л; Никитинский около 200 см³/л и т. д. В наших же опытах концентрация CO_2 ни в одном случае не превышала 11 см³/л, что, конечно, не могло оказать никакого действия на гаммарид.

Следующие три опыта были поставлены для выяснения влияния света на поглощение O_2. В 6-литровых склянках было помещено по 5 Echinogammarus,



Фиг. 3. Echinogammarus verrucosus. Поглощение O_2 (см³)



Фиг. 3а. Echinogammarus verrucosus. Изменение концентрации O_2 (см³/л)

три банки поставлены на свету, три в темной комнате. Результаты приведены в табл. 3а.

Таблица 3а

Влияние света на поглощение O_2

№ опыта	Длительность, час.	Температура	Концентрация O_2		Примечание
			нач.	конечн.	
17	28	19,2	6,82	0,19	На свету
17а	32	19,2	6,82	0,28	В темноте
18	21	17,1—19,2	7,04	0,64	На свету
18а	23	17,1—20,4	7,04	0,78	В темноте
34	15	13,6	6,58	0,43	На свету
35	15	13,6	6,58	0,49	В темноте

Во всех случаях наблюдается хотя небольшое, но явное замедление поглощения O_2 в темноте, причем в опыте № 18а температура, в которой происходил опыт в темноте, несколько выше, чем на свету, но, тем не менее, гибель Amphipoda наступила на два часа позднее и при концентрации O_2 несколько более высокой. В опытах № 34 и 35 анализ был произведен в обоих случаях через 15 часов, и в темноте мы опять-таки наблюдаем несколько более высокое содержание O_2; кроме того, в сосуде, стоявшем на свету, к моменту взятия пробы погибло 9 Echinogammarus из 12, в темноте же только один.

В табл. 4 представлены результаты опытов с другими прибрежными формами гаммарид.

Из приведенных форм E. maacki, Brandtia fasciata и Pallasea cancelloides показывают в общем те же предельные концентрации O_2, что и E. verrucosus; молодые E. sp. погибают уже при более высоком содержании его; что же касается E. cyaneus, то, оказывается, гибель его наступает только при поразительно малых количествах O_2. Так, в опыте от 9.VIII через 23 ч. 50 м. из 20 Echinogammarus cyaneus в живых

Таблица 4

Влияние света на поглощение O_2

Название формы	Длительность, в час. и мин.	Температура	Содержание O_2		Примечание
			нач.	конечн.	
Echinogammarus maacki . .	44	14,4—17,8	6,76	0,58	
» » . .	27	18,2	6,90	0,27	
Echinogammarus cyaneus .	23—50	16,3—18,2	6,71	0,10	Живы 75%
» » .	30—30	16,0—17,3	7,69	0,25	Живы 33%
» » .	—	—	6,91	0,12	Живы 100%
Brandtia fasciata	—15	16,3—18,2	6,71	0,33	Живы (часть)
Pallasea cancelloides . . .	—20	16,3—18,0	6,71	0,55	
Echinogammarus sp. juv. . .	73	14,4—17,8	6,76	1,00	
» » » . .	24	16,4—18,2	6,09	0,71	

осталось только 10. Анализ показал концентрацию O_2 0,10 см³/л. Через несколько минут после того, как сосуд был открыт, часть гаммарид, казавшихся мертвыми, возобновила дыхательные движения. При перенесении в свежую воду 5 экземпляров ожили совершенно. В следующем опыте, продлившемся 30 ч. 30 м., опять же половина Echinogammarus оказалась мертвой. Содержание O_2 было 0,12 см³/л. При перенесении в свежую воду ожили все. Однако на следующее утро часть оживших все-таки оказалась мертвой. Из всех исследованных гаммарид только Gammarus pulex показал такую же устойчивость по отношению к малым концентрациям O_2, что же касается других байкальских форм, то все они погибают сразу, без переходного асфиксийного состояния.

Из форм с глубин 30—40 м опыты производились только с тремя: Echinogammarus violaceus Dyb., Spinacanthus parasiticus Dyb. и Acanthogammarus victorii Dyb. Результаты следующие (табл. 5).

Таблица 5

Влияние концентрации O_2 на формы с 30—40 м

Название формы	Длительность, час. и мин.	Температура	Содержание O_2		Примечание
			нач.	конечн.	
Echinogammarus violaceus	141	6,0 -7,6	7,19	0,66	—
Spinacanthus parasiticus .	31	—	6,72	1,15	Погибло 70%
Acanthogammarus victorii	226—20	15,0—6,0	7,90	3,26	—

Из этих форм первая дает те же отношения к O_2, что большинство прибрежных, Spinacanthus погибает уже при гораздо более высоком содержании O_2, что же касается Acanthogammarus victorii, то он погибает при содержании O_2 3,26 см³ в литре — цифре наиболее высокой из всех байкальских гаммарид. Так как, как мы увидим ниже, предельные концентрации O_2 у гаммарид повышаются в соответствии с глубинами их обитания, а Acanthogammarus victorii форма мелководная, то нам результат этого опыта кажется сомнительным, материала же для его повторения не было.

Для сравнения поглощения и предельных концентраций O_2 у байкальских эндемичных форм и форм, широко распространенных, был поставлен ряд опытов с Gammarus pulex, пойманным в озерах близ сел. Тальцы на правом берегу Ангары. Опыты показали цифры, близкие к характерным для байкальских форм с малых глубин.

Из байкальских форм только Echinogammarus cyaneus погибает при таких же низких концентрациях O_2. Сближает эти две формы также их способность оживать после того, как кислород получает доступ к воде,

в которой они находились, даже без переноса в свежую воду. В первом опыте после взятия пробы для анализа гаммариды, из которых признаки жизни подавали только два, были оставлены в открытой банке; через 12 часов были обнаружены три бодрых и оживленно плавающих гаммаруса, которые продолжали жить довольно долго. G. pulex может существовать долгое время при очень низких концентрациях O_2, являющихся губительными для байкальских форм. После окончания работ гаммариды были оставлены в аквариуме без смены воды в течение полутора месяца; в конце этого срока был произведен анализ, показавший содержание $O_2 = 1{,}71$ см³/л, концентрацию которой не выносит в течение более или менее длительного времени ни один из байкальских видов.

Таблица 5а

Опыты с Gammarus pulex

Длительность, час. и мин.	Температура	Концентрация O_2		Примечание
		нач.	конечн.	
29	17,0	7,41	0,13	Живы 20%
36	17,0	7,41	0,17	Погибли все
31	17,0	7,08	0,12	Живы 30%
79	6—7.	6,97	0,33	» 20%
45—30	—	8,14	0,17	» 10%

Следующая серия опытов проведена с Ommatogammarus albinus Dyb, выловленным с глубины 160 м. Форма эта интересна своим распространением на всех глубинах, начиная с 53 м и до 1300 м. От формы с таким широким распространением естественно ожидать большой выносливости по отношению к содержанию O_2, что и подтвердилось опытом.

Первые два опыта, поставленные в день улова гаммарид, дали, в общем, те же предельные концентрации, что и для прибрежных форм; последние три через 2 и 4 дня после поимки дали 100%-ную гибель гаммарид уже при $O_2 = 2{,}0$ см³/л и начало умирания при 2,89 см³. Повидимому, при содержании в искусственных условиях глубинные формы ослабевают значительно быстрее, чем мелководные, и погибают при довольно высоких концентрациях O_2. Однако периодическое измерение концентрации O_2 в аквариуме, в котором содержался Ommatogammarus, дало цифры содержания его ниже нормального, а именно: от 4,09 до 3,87 см³/л; несмотря на это, смертность в аквариуме была незначительной. Следовательно, так же как и мелководные формы, Ommatogammarus без вреда переносит неопределенно долгое время концентрации O_2 не ниже 4,0 см³/л.

Таблица 6

Опыты с Ommatogammarus albinus

№ опыта	Длительность, час. мин.	Температура	Концентрация O		Примечание
			нач.	конечн.	
20	47,30	6—7	6,82	0,53	Погибли все
21	47,30	6—7	6,82	0,20	» »
25	43,25	6—7	6,30	2,00	» »
26	26	6—7	6,30	2,89	Погибло 20%
27	28	8—6	6,78	2,35	» 50%

В общем, поглощение O_2 у Ommatogammarus подчиняется тем же закономерностям, что и у прибрежных форм; при повышении температуры до 18—19° гибель Ommatogammarus начинается через 4 часа после начала опыта, при 6—7° — через 26 часов; опыты с влиянием света и темноты на поглощение O_2 не были доведены до конца, однако при прочих равных условиях гибель на свету началась через 2 ч. 35 м. после начала опыта, в темноте же через 6 ч. 15 м., следовательно, и у этих форм в темноте поглощение сильно замедлено.

Из других обитателей глубин около 100 м для опытов брались Acanthogammarus albus Garj., Parapallasea lagowskii Dyb. и Parapallasea puzylli Dyb.

Из этих трех форм наименьшую концентрацию O_2 выдерживает Acanthogammarus albus, приближаясь в этом отношении к формам мелководным. Объяснить это явление мы сможем, обратившись к вертикаль-

ному распределению указанных форм в Байкале. Так, Parapallasea lagowskii и P. puzylli принадлежат к обитателям больших глубин, хотя начинают попадаться уже с глубины 100 м и до самых больших глубин; что же касается Acanthogammarus albus, то он глубже 825 м не идет и обычно попадается на глубинах 50—200 м, но встречается и на 5—10 м. Таким образом, Acanthogammarus albus — форма, первоначально обитавшая на малых глубинах, как и все виды Acanthogammarus, в настоящее время как бы осуществляет переход от малых глубин к большим, причем особенности, свойственные формам малых и средних глубин, в частности стойкость по отношению к малым концентрациям кислорода, им еще не утрачены.

Таблица 7

Опыты с Acanthogammarus albus Garj.

Название формы	Длительность, час. и мин.	Температура	Концентрация O_2	
			нач.	конечн.
Acanthogammarus albus	36—20	7,0—15,2	8,10	0,75
Parapallasea lagowskii	34—10	7,0—15,2	8,10	1,14
Parapallasea lagowskii	41—55	7,6—15,2	8,10	1,71
Parapallasea puzylli	5—25	7,0—15,2	8,10	1,81

Далее перейдем к рассмотрению поглощения O_2 настоящими глубинными формами.

Все эти формы добыты с глубины 1100 м. Parapallasea lagowskii погибает при тех же концентрациях O_2, что и выловленная на глубине около 100 м; повидимому, у одного и того же вида, имеющего широкое вертикальное распределение, отношения к O_2 на всех глубинах остаются более или менее постоянными; такие же концентрации выдерживает и Brachyuropus. Совершенно иные отношения показывают две последние формы: Abyssogammarus swartschewskii и Garjajevia cabanisi, погибающие при содержании O_2 более 2 $см^3$/л. Следует отметить, что формы эти являются специфически глубинными (узкое, сжатое с боков тело, длинные антенны, очень длинные, слабые переоподы и уроподы и т. д.); повидимому, эти животные уже давно перешли к обитанию на больших глубинах и более специализировались, чем остальные три, и, живя в среде с неизменным содержанием O_2, оказываются более чуткими к изменениям его концентрации.

Таблица 8

Поглощение O_2 настоящими глубинными формами

Название формы	Длительность, час. и мин.	Температура	Концентрация O_2	
			нач.	конечн.
Brachyuropus grewingki	132	10,8—2,0	7,73	1,34
Brachyuropus reichertti	63—30	10,8—2,0	7,78	1,37
Parapallasea lagowskii	29	12,0—12,3	7,30	1,64
Abyssog. swartschewskii . . .	84	12,0—12,3	6,99	2,20
Garjajevia cabanisi	26	12,7	7,26	2,19

Для того чтобы проследить, как изменяется периодичность поглощения O_2 у глубинных форм, был поставлен опыт с двумя экземплярами Brachyuropus grewingki, аналогичный таковому с Echinogammarus verrucosus.

Большим недостатком этого опыта являются колебания температуры в широких пределах. Объясняется это тем, что животных старались поместить в температурные условия, наиболее для них естественные, чтобы получить возможно более достоверные результаты, но так как начались уже морозы, то температура в том помещении, где производился опыт, упала ниже, чем это было желательно, поэтому кривая поглощения (фиг. 4) не показывает правильности, как у Echinogammarus verrucosus. Содержание O_2 довольно постепенно понижается (фиг. 4а), приостанавливаясь при температуре 3,5—2° С. В точке, соответствующей температуре в 2°, поглощение O_2 близко нулю. В начале опыта при высоких температурах мы также видим некоторое расхождение: вместо того чтобы

повышаться в соответствии с повышением температуры в точке, соответствующей температуре 11,8—13,0°, поглощение O_2 резко падает; повидимому, эти температуры, или близкие к ним, являются пределом нормальной жизнедеятельности глубоководных амфипод.

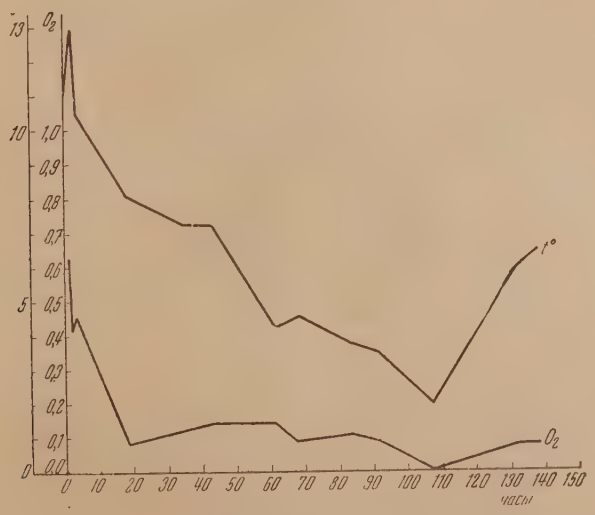
Для выяснения влияния температуры на поглощение O_2 у глубоководных форм одновременно был поставлен опыт при температуре 0,2°, 4,2° и 12,0° С с Brachyuropus reicherti с глубины 1100 м и Parapallasea lagowskii с 1100 и 566 м. В качестве контроля был взят Echinogammarus verrucosus. Опыт продолжался 5 часов.

Таблица 9

Периодичность поглощения O_2

Длительность, час. и мин.	Темп.	Конц. O_2	Поглощение O_2 в час, см³
0	10,8	7,73	
			0,63
1	11,8	7,55	
			0,41
2	13,0	7,42	
			0,45
3—20	10,5	7,22	
			0,08
18	8,0	6,79	
			0,12
35—30	7,2	6,00	
			0,14
43	7,2	5,58	
			0,14
60—50	4,2	4,54	
			0,09
68	4,5	4,22	
			0,11
84—40	3,7	3,34	
			0,09
91	3,5	2,99	
			0,09
107	2,0	2,99	
			0,08
132	6,0	1,74	
			0,08
138—40	6,5	1,34	

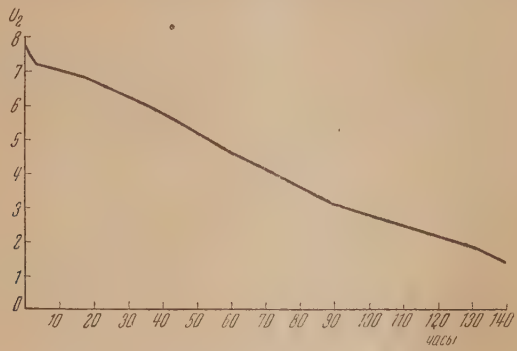
У всех форм, как глубинных, так и Echinogammarus, наблюдается равномерное повышение поглощения O_2 в соответствии с повышением температуры. Выраженные графически (фиг. 5) величины поглощения при разных температурах у разных видов дают почти параллельные кривые. Особенно это заметно у Parallasea с 1100 м и у Echinogammarus. Следовательно, в пределах температур от 0 до 12° поглощение O_2 как у прибрежных форм, так и у форм с самых больших глубин подчиняется одним и тем же законам. Рядом работ показано, что поглощение O_2 стоит в прямой зависимости от повышения температуры, однако интенсивность его раз-



Фиг. 4. Brachyuropus grewingki. Поглощение O_2 (см³)

лична в зависимости от степени повышения температуры. До тех пор, пока температура остается в пределах нормальной для хода биологических процессов у данного вида, поглощение O_2 удваивается или утраивается при повышении температуры на каждые 10°; выше этого предела поглощение O_2 продолжает повышаться, но уже значительно медленнее, и температурный квотиент Q_{10} приближается к единице. Выше этой

критической точки абсолютные цифры поглощения O_2 мало отражают действительный ход процесса, так как здесь вмешиваются и другие факторы: сначала усиленное движение животного, при дальнейшем повышении O_2 начинающийся распад ферментов и т. п., вследствие чего



Фиг. 4а. Brachyuropus grewingki. Изменение концентрации O_2 ($см^3/л$)

кривая поглощения продолжает подниматься, в то время как значение Q_{10} начинает уже снижаться. Потонье (Potonié, 1924) для ряда животных приводит температуры, после которых мы получаем снижение Q_{10} и тем-

Таблица 10

Влияние температуры на поглощение O_2

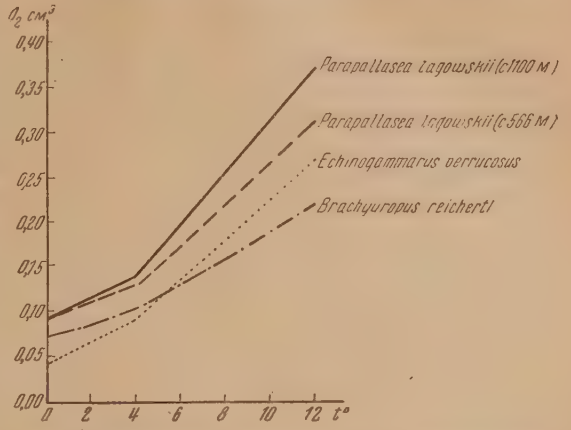
Название форм	Поглощение O_2 в час при $t°$			Примечание
	+0,2°	+4,2°	+12,0°	
Brachyuropus reicherti	0,07	0,10	0,22	—
Parapallasea lagowskii	0,09	0,13	0,37	С глуб. 1100 м
» »	0,09	0,12	0,31	» » 566 »
Echinogammarus verrucosus	0,04	0,09	0,27	—

пературы максимального поглощения O_2. Как видно из цифр, приведенных ниже, между этими величинами наблюдается значительный промежуток.

	Критич. темп.	Максимум поглощения
Limnaea stagnalis . . .	23	34°
Paludina vivipara . . .	28	31,5°
Libellula	20,5	39°
Nephelis	16	31°
Dreissensia polymorpha .	21,5	около 30°
Gammarus pulex	20—23	?

Автор указывает, что для большинства водных животных 23° являются температурой критической, при которой они не могут существовать долгое время. Эту же цифру или близкую к ней дают и другие авторы. Так, Бодэн (1929) в опытах с Nebalia geoffroyi получил при 26° поглощение O_2 ниже, чем при 16°; Кальмус (Kalmus, 1930) для Potamobius astacus критической температурой считает 24—25°; Вернон (Vernon, 1896) для ряда морских животных 24°. Опытов с влиянием высоких температур на поглощение O_2 у мелководных форм гаммарид нами не производилось;

что же касается глубинных, то у них критическая температура лежит значительно ниже 24°. Brachyuropus grewingki показывает падение поглощения O_2 при 13° на втором часу опыта и последующий небольшой подъем на третьем часу при температуре 10,5°. В одном из опытов с Parapallasea lagowskii, Brachyuropus reicherti и Br. grewingki все эти гаммариды, стоявшие в лаборатории, показали аритмичное движение плеопод и все признаки умирания при температуре 15,8° С. Как только в сосуд, в котором стояли банки с Amphipoda, был прибавлен снег и температура упала до 10°, они немедленно возобновили нормальные движения плеопод и просуществовали после этого еще двое суток. Следовательно, граница нормального поглощения O_2 у глубинных форм лежит в пределах от 12 до 15°, повидимому, ближе к 12°. При температуре около 16° начинается уже тепловое оцепенение.



Фиг. 5. Изменение поглощения O_2 в зависимости от температуры

Таблица 11

Интенсивность поглощения O_2 у разных форм

Название формы	Вес, 1 экз., г	Поглощение O_2, кг/час
Spinacanthus parasiticus .	0,013	315,79
Gammarus pulex	0,013	475,03
Brandtia fasciata	0,017	654,34
Pallasea cancelloides juv.	0,027	550,49
Echinogammarus cyaneus	0,031	313,05
E. maacki	0,072	415,18
Pallasea cancelloides ad .	0,224	223,30
Echinogammarus verrucosus	0,319	188,57
Echinogammarus verrucosus	0,623	109,56
Parapallasea puzylli . . .	0,515	86,46
Acanthogammarus albus .	0,545	73,76
Parapallasea lagowskii .	0,792	139,31
» » .	0,806	116,31
» » .	0,966	92,52
Brachyuropus reicherti .	0,740	88,38
Garjajevia cabanisi . . .	2,860	116,22
Acanthogammarus victorii	6,662	37,09

Для сравнения интенсивности поглощения у разных форм были взяты средние за 5 часов цифры поглощения O_2 в см³/л у отдельных форм и приведены к килограмму веса. Это дало следующие величины (табл. 11).

Как известно, величина поглощения O_2, вычисленная на единицу веса в единицу времени, стоит в обратной зависимости с размерами и весом животного. В нашей таблице животные расположены по весам, и мы видим, как, в соответствии с возрастанием веса, в общем падают величины поглощения O_2 на 1 кг в 1 час. Несколько меньшее поглощение O_2, чем можно было бы ожидать в соответствии с их размерами, мы видим у Spinacanthus parasiticus, Gammarus pulex, Echinogammarus cyaneus, с одной стороны, затем у Parapallasea puzylli, Acanthogammarus albus и Brachyuropus reicherti — с другой, и значительно большее у Garjajevia cabanisi. Объяснить это кажущееся несоответствие мы постараемся ниже.

Для удобства сравнения приведем ниже сводную таблицу, в которой указаны глубины обитания разных форм, предельные концентрации O_2 (средние), вес и поглощение O_2 в кг/час.

Таким образом, для взрослых форм, обитающих на малых глубинах, попадающихся у уреза воды, предельные концентрации O_2 не превышают 0,55 см³/л; живя у самого берега, при понижении уровня озера или

Таблица 12

Глубины обитания разных форм, предельные концентрации O_2, вес и поглощение O_2 в кг/час

Название формы	Глубина обитания, м	Предельн. концентр. O_2, средн.	Вес 1 экз., г	Поглощение O_2, кг/час
Echinogammarus verrucosus	0—10	0,54	0,623	109,56
» cyaneus	0—5	0,16	0,031	313,05
» maacki	0—10	0,43	0,072	415,18
» violaceus	20—100	0,66	—	—
» sp. juv.	—	0,85	0,072	415,18
Pallasea cancelloides ad.	0—50 чаще у берега	0,55	0,224	223,3
» juv.	—	—	0,027	550,49
Brandtia fasciata	у берега	0,33	0,017	654,34
Spinacanthus parasiticus	1—160 чаще 8—15	1,15	0,013	315,79
Acanthogammarus victorii	8—150	3,26(?)	6,662	37,09
» albus	обычно 50—200 до 825	0,75	0,545	73,76
Ommatogammarus albinus	50—1300	2,59/0,37	—	—
Parapallasea puzylli	50—700	1,81	0,515	86,46
» lagowskii	80—1300	1,49	0,806	116,31
Brachyuropus reicherti	200—1300	1,37	0,740	88,38
» grewingki	200—1300	1,34	—	—
Abyssog. swartschewskii	200—1300	2,20	—	—
Garjajevia cabanisi	200—1300	2,19	2,860	116,22
Gammarus pulex	—	0,16	0,013	475,03

сгонах эти формы могут на некоторое время оказаться замкнутыми в водоеме с совершенно другим газовым режимом. Естественно, что, только будучи в состоянии переносить низкие концентрации O_2, они смогут сохраниться в этих лужицах и заливчиках до тех пор, пока новый подъем уровня или нагон не возвратит их в привычную среду. Особенно разительные отношения показывает Echinogammarus cyaneus, водящийся массами у самого берега под камнями на глубине 1—2 см и, следовательно, чаще других подвергающийся опасности оказаться изолированным от озера в условиях стоячего водоема. Он способен жить некоторое время при концентрациях O_2 0,16 $см^3$ л и, как говорилось уже выше, оживать при перенесении в свежую воду после асфиксии. Из байкальских амфипод ни одна не может сравниться с E. cyaneus; равен ему в отношении большой стойкости по отношению к малым концентрациям O_2 только Gammarus pulex, который, живя в небольших замкнутых водоемах, зачастую, особенно зимой, оказывается в условиях заморных и, несомненно, вымер бы, если бы был более требовательным к содержанию O_2. Следует, однако, оговориться, что сказанное выше относится только к Gammarus pulex из стоячих водоемов (небольшие озера); что касается особей из быстротекущих ручьев, то, по сообщению Л. В. Арнольди, формы эти требуют постоянного высокого содержания O_2 и уже при небольшом сравнительно падении его гибнут. Вундш (Wundsch, 1922), исследовавший биологию Gammarus pulex из некоторых источников, считает, что оптимальной средой для него являются воды с относительно высоким абсолютным содержанием O_2.

Малой интенсивностью поглощения O_2 отличается также Spinacanthus parasiticus, однако он погибает уже при $O_2 = 1{,}15$. Эти отношения станут понятными, если вспомнить его биологию. Это животное тесно связано с губкой Lubomirskia baicalensis; оно живет, прикрепившись к ней коготками, и чрезвычайно мало подвижно. На губке, вынутой из воды, Spina-

canthus остается сидеть без движения. Вследствие малой подвижности он потребляет мало кислорода; с другой стороны, неспособность противостоять низким содержаниям O_2 объясняется тем, что в губках поселяется масса зеленых водорослей; следовательно, Spinacanthus живет постоянно в среде, богатой кислородом, и очень низкие концентрации его оказываются для него невыносимыми.

Из форм средних глубин, менее подверженных опасности оказаться в среде с малым содержанием кислорода, кроме Spinacanthus parasiticus, живущего в несколько исключительных условиях, был подвергнут опыту только Echinogammarus violaceus, погибший при $O_2 = 0{,}66$, концентрации несколько более высокой, чем у литоральных форм.

Формы с глубины ниже 100 м погибают приблизительно при одинаковых концентрациях O_2: 1,34—1,81. О причинах, позволяющих Acanthogammarus albus переносить более низкие концентрации, говорилось выше. Наиболее требовательными оказываются Abyssogammarus swartschewskii и Garjajevia cabanisi, формы, имеющие типично глубоководный облик и общий habitus, указывающий на приспособленность к пелагическому образу жизни. В интенсивности поглощения O_2 Garjajevia показывает гораздо более высокие отношения, чем следовало бы ожидать по ее весу: при весе в 2,860 г поглощение O_2 на кг/час достигает 116,22 $см^3$, цифры, почти равной поглощению у Parapallasea lagowskii весом в 0,806 г. Интенсивность поглощения Abyssogammarus не выяснена.

Данных для сравнения поглощения O_2 у байкальских гаммарид с другими животными очень мало, большинство относится к морским, у которых поглощение O_2 на 1 кг веса в час значительно выше, чем у пресноводных. Из последних (ракообразных) Кальмус (1930) дает для Potamobius astacus весом 17,6 г — 64,8 $см^3$; весом 38,4 г — 39,7 $см^3$; Жолье и Реньяр (1877) для него же весом 31,3 г — 38,0 $см^3$ и для Gammarus pulex 132,0 $см^3$. К сожалению, авторы дают для Gammarus pulex лишь общий вес — 74 г, не указывая количества экземпляров и не давая, таким образом, возможности сравнить их результаты с нашими, которые кажутся значительно выше: при весе 1 экземпляра 0,16 г — 475,03 $см^3$ на 1 кг в час. Следует только отметить, что наш опыт протекал при температуре выше 18°, тогда как опыт упомянутых авторов — при 12,5°; кроме того, возможно, что в их опыте участвовали более крупные экземпляры.

Выводы

1. Байкальские Amphipoda с малых глубин, равно как и Gammarus pulex из некоторых озер, погибают только при очень низких концентрациях O_2, не превышающих 1,0 $см^3/л$ для взрослых форм. Особенно замечательны Echinogammarus cyaneus, которые, как и G. pulex, не только выдерживают минимальные концентрации O_2, но, пробыв довольно длительное время в почти бескислородной среде и будучи затем перенесены в свежую воду, оживают. Такие отношения к O_2 E. cyaneus объясняются его существованием на глубинах в несколько сантиметров у берега под камнями, где кислородный режим может подвергаться большим колебаниям, Gammarus же в местах своего обитания, в зимнее время особенно, попадает в заморные условия.

2. Amphipoda с больших глубин погибают при содержании O_2 в пределах от 0,75 до 1,81. Такие отношения показывают животные, непосредственно связанные с дном; что же касается форм глубинно-пелагических, как Garjajevia и Abyssogammarus, их требования по отношению к O_2 выше, и они погибают уже при содержании O_2 около 2,2 $см^3$ в литре.

3. Длительное существование байкальских Amphipoda возможно лишь при содержании O_2 не менее 4,0 $см^3$; G. pulex может в течение месяца и больше жить в воде с содержанием O_2 около 2,0 $см^3$.

4. Поглощение O_2 у байкальских Amphipoda, как и у других животных, выше в первые часы опыта, затем оно постепенно понижается.

5. В пределах температуры от 0 до 12° поглощение O_2 повышается равномерно как у мелководных форм, так и у глубинных. Критическая температура для глубоководных лежит в пределах от 12 до 15°, ближе к первой цифре, так как при температуре около 16° наступает тепловое оцепенение.

Байкальская лимнологическая станция
Академии Наук СССР

Поступило
7.VII.1939

ЛИТЕРАТУРА

1. Baudin L., Recherches sur les phénomènes respiratoires chez Nebalia geoffroyi. Mém. Soc. Vaudoise des sc. nat., v. 3, № 1, 1929.
2. Jolyet F. et P. Regnard, Recherches physiologiques sur la respiration des animaux aquatiques, II. Arch. physiol. norm. et path., v. 9, 1877.
3. Kalmus H., Untersuchungen über die Atmung des Flusskrebses Potamobius astacus Leach, Zschr. f. vergl. Physiol., Bd. 12, H. 3/4, 1930.
4. Keys A. B., The measurement of the respiratory exchange of aquatic animals, Biol. Bull., v. 59, № 2, 1930.
5. Krogh A., Respiratory exchange of animals and man, 1916.
6. Meyer A. G., The effect of temperature upon tropical marine animals, Carn. Inst. Wash. Publ., № 183, v. VI, 1914.
7. Nikitinsky I., Ueber die Wirkung der Kohlensäure auf Wasserorganismen, Zbl. Bakter. II. Abt., Bd. 73, № 24—26, 1928.
8. Potonié H. W., Experimentell-kritische Untersuchung über die biologische Bedeutung des Umkehrpunktes in der Atmungsintensität kaltblütiger Tiere bei steigender Temperatur, Biol. Zbl., Bd. 44, H. 1—2, 1924.
9. Vernon H. M., The respiratory exchange of the lower marine invertebrates, Journ. Physiol., v. 19, 1896.
10. Winterstein H., Beiträge zur Kenntnis der Fischatmung, Pflügers Arch., Bd. 125, 1908.
11. Wundsch H. H., Zur Biologie von *Gammarus pulex*, Arch. f. Hydrob., Bd. 13, H. 3, 1922.

A. J. BAZIKALOVA. CONTRIBUTIONS À LA BIOLOGIE DES AMPHIPODA DU LAC BAÏKAL. I. ABSORPTION D'OXYGÈNE

RÉSUMÉ

1. Les Amphipoda baïkaliens littoraux ainsi que le *Gammarus pulex* de certains lacs ne périssent du manque d'oxygène que pour des concentrations minimes de O_2 ne dépassant pas 1,0 cm³ par litre pour les formes adultes. Tout particulièrement remarquables sont les *Echinogammarus cyaneus* qui, tout comme *Gammarus pulex* ne se bornent pas à supporter des raréfactions extrêmes de O_2, mais peuvent après un assez long séjour dans un milieu presque totalement dénué d'oxygène revivre étant replacés dans de l'eau fraîche. Un pareil comportement d' *E. cyaneus* par rapport à O_2 s'explique par son existence à des profondeurs de quelques cm près du rivage, sous les pierres ou le régime d'oxygène peut être soumis à de grandes fluctuations, tandis que *Gammarus* dans les lieux de son habitat se trouve pris en hiver surtout, dans des conditions asphyxiantes.

2. Les *Amphipoda* de grandes profondeurs périssent pour des teneurs en O_2 entre 1,81 jusqu'à 0,75. Un pareil comportement est propre aux animaux liés directement au fond, quant aux formes pélagiques des grandes profondeurs, telles que *Garjajevia* et *Abyssogammarus*, leurs exigences en fait de teneur en O_2, sont plus élevées et ils périssent dès que cette teneur baisse au-dessous de 2,2 cm³ au litre.

3. L'existence durable des *Amphipoda* baïkaliens n'est possible que pour une teneur en O_2 qui ne reste pas au-dessous de 4,0 cm³ au litre; *Gammarus*

pulex peut vivre un mois et davantage dans une eau contenant 2,0 cm^3 environ de O_2.

4. L'absorption de O_2 chez les *Amphipoda* du Baïkal comme chez d'autres animaux, est plus intense au cours des premières heures de durée de l'expérience pour baisser ensuite graduellement.

5. Dans les limites de température de 0° à 12° l'absorption de O_2 monte uniformément chez les diverses formes indépendamment de la profondeur. La température critique pour les formes abyssales est située entre 12 et 15°, plus près du premier nombre, puisque à une $t°$ de près de 16° s'établit l'état de torpeur hyperthermique.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1, 1941 Classe des sciences biologiques

И. М. БЕБУТОВА

БИОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ЛИЧИНОК БАЙКАЛЬСКИХ РУЧЕЙНИКОВ

Настоящая работа была выполнена нами по предложению Байкальской лимнологической станции Академии Наук СССР и проводилась в течение 1936—37 гг., включая в себя полевые исследования в весенне-летний период на Байкале и камеральную обработку добытого материала в лаборатории кабинета гидробиологии Молотовского государственного университета им. М. Горького.

Кроме того, в наше распоряжение директором станции Г. Ю. Верещагиным были предоставлены сборы станции по личинкам ручейников за все время ее существования. Эти материалы использованы нами в настоящей работе лишь частично.

Фауна и флора Байкала представляют большой теоретический интерес как своей эндемичностью, так и чертами большой древности и приспособления к своеобразным условиям обитания. Геологическое прошлое этого исключительного озера, низкая температура воды в течение всего года, большие глубины, большая прозрачность и ничтожное содержание солей,— все эти факторы в своей совокупности отразились на исключительном характере его фауны и флоры.

Наиболее многочисленной составной частью донной фауны Байкала на глубинах до 25—30 м являются личинки ручейников. Имагинальные формы ручейников уже подверглись обработке, главным образом Мартыновым (1914, 1924), который указал на их полную эндемичность и своеобразные черты организации, личинки же ручейников не были изучены вовсе. Наше внимание и было направлено на выяснение связи между личиночной и имагинальной стадиями, описание личиночных форм и выяснение их биологических особенностей.

В настоящее время можно с уверенностью констатировать тот факт, что речки, впадающие в Байкал в районе села Лиственничного, и самый Байкал в этом районе не имеют общих представителей личинок ручейников в своей фауне. В речках распространены виды обычных в Европе и Сибири родов Limnophilus, Brachicentrus, Hydropsyche и др., а в Байкале встречаются лишь виды, принадлежащие к эндемичной для него трибе Baicalinini Mart.

Методика исследования

Для сбора живого материала применялись два способа: драгирование и добывание с помощью камнещупа Рубцова камней с сидящими на них животными.

Первый способ давал менее эффективные в количественном отношении результаты и применялся для работы на глубинах более 4—5 м, недоступных для камнещупа, и для добывания материала с песка и для

получения молодых личинок, еще не прикрепившихся к камням. Соответственно характеру грунтов применялись большая и малая драги с ножами на песке и мелкой гальке и трал Сигсби на крупнокаменистом и скалистом грунте, который преобладает в районе станции. Вообще в Байкале наиболее эффективной оказалась драга Дорогостайского (большая и малая). Драгировка производилась с катеров станции, приспособленных специально для научно-исследовательской работы («Бенедикт Дыбовский» и «Чайка»).

На глубинах 1—5 м для добычи камней с прикрепленными к ним личинками ручейников употреблялся камнещуп, укрепленный на длинном шесте. Добытый таким образом материал частично фиксировался, частично переносился в живом виде в аквариумы, где над ним производились регулярные наблюдения.

Второй метод полевой работы — установка садков с животными для определения продолжительности личиночной стадии. Установить садки в непосредственной близости от берега было невозможно ввиду сильного прибоя и разрушающего действия ледяного покрова в зимний период. Пришлось садки опускать на глубину до 4 м. Чтобы предохранить ящики от повреждения во время волнения, к ним пришлось прикрепить значительные грузы и привалить их камнями. Это обстоятельство крайне затруднило опускание и подъем садков и заставило отказаться от регулярного наблюдения над жизнью в них.

Мы опустили два деревянных садка с площадью дна в 0,25 и 0,50 м². К бортам высотой в 15 см прикреплялся деревянный же каркас до 0,5 м высотой; на последнем была натянута сетка, в одном случае — бронзовая с мелкой ячеей в 1 мм² (этот ящик, предназначенный для только что выведшейся молоди, был снабжен крышкой из такой же сетки); в другом — более редкая железная; последний ящик не имел крышки, и в нем помещались камни с неподвижно прикрепленными личинками.

Лабораторная методика сводилась к наблюдениям над жизнью личинок ручейников в аквариумах. Затруднения здесь заключались в создании условий, приближающихся к природным; личинки ручейников очень чувствительны к повышению температуры и загрязнению воды. Как известно, температура в Байкале даже на небольших глубинах, на которых обитают ручейники, имеет незначительную годовую амплитуду колебания— от 0,2—1,0° до 5—7°. Однако в аквариумах ручейники выносили и более высокую температуру — до 10° и даже до 15° С. Отдельные виды поразному относились к повышению температуры. Так, личинки Thamastes dipterus Hag. погибали уже при температуре несколько выше 7°, другие виды выносили это повышение значительно лучше. Для поддержания постоянной температуры и чистоты воды были устроены проточные аквариумы по системе Г. Ю. Верещагина.

Из оцинкованного резервуара, снабженного каучуковой трубкой с винтовым зажимом, вода попадала в 1-й аквариум, и при помощи ряда сифонов ее перекачивали по принципу сообщающихся сосудов по цепи следующих аквариумов.

Резервуар наполнялся байкальской водой со льдом для охлаждения и снабжался термометром. В жаркую погоду куски льда вносились, по мере надобности, непосредственно в аквариумы. Последние представляли собой стеклянные банки различного размера, в которые помещался песок и камни в качестве грунта, а иногда камни с прикрепленными на них личинками и куколками. Для питания давались водоросли (Draparnaldia и др.) и веточки Myriophyllum. Исключение составляли аквариумы, где наблюдали ручейников из притоков Байкала. В эти аквариумы помещался другой грунт, соответствующий данному биотопу, а для питания — различные живые животные — личинки и имаго Perlidae, гаммариды, личинки Apataniinae и т. д. Воду пропускали 2—3 раза в сутки, в зависимости от повышения температуры в них.

I. Биология

В Байкале, как показали еще исследования Мартынова и более ранних авторов, водятся ручейники, принадлежащие к сем. Limnophilidae, подсемейству Apataniinae Ulm., которое Мартынов (1914) делит на 2 трибы: Apataniini Mart. и Baicalinini Mart.

К последней трибе и относятся все обитающие в районе станции виды; за исключением одного Apatania sp. Мартынов (1914) объединил всех перечисленных ниже личинок, кроме Thamastes dipterus Hag. в род Baicalina Mart. (B. bellicosa Mart., B. spinosa Mart., B. ovalis Mart., B. thamastoides Mart., B. foliata Mart., B. reducta Mart.).

Мартынов в своей работе (1924) нашел необходимым выделить из рода Baicalina 2 вида в отдельные роды: Baicalodes ovalis Mart. и Baicalinella foliata Mart. Эта последняя система байкальских ручейников и принята нами в работе. Таким образом, наши наблюдения производились над следующими видами: 1) Baicalina bellicosa Mart.; 2) B. spinosa Mart.; 3) B. thamastoides Mart.; 4) Th. dipterus Mart.; 5) Baicalodes ovalis Mart.; 6) Baicalinella foliata Mart.

Глубина обитания личинок этих видов — от 2 до 20 м, главная же масса их живет на глубине 2—10 м. На глубине 2—4 м на каменистом дне обитают виды: Baicalina bellicosa, B. spinosa, B. thamastoides и Thamastes dipterus; Baicalodes ovalis обитает глубже. Единичные экземпляры личинок этого вида встречаются, начиная с 2 м, но в массовом количестве их добывают лишь с глубины 8—10 м и более, причем лишь с мелких каменистых россыпей. Личинки Baicalinella foliata предпочитают песчаный грунт. Можно предположить, что для куколки Baicalinella foliata более свойственно лежать свободно на песке, а не прикрепляться к камням, так как передний конец домика у нее покрыт ситовидной мембраной, что было бы излишним, если бы он прикреплялся к камням, как это имеет место у других видов. Судя по огромному количеству выводящихся имаго, можно предположить, что основное местообитание этого вида не было обнаружено.

В дневниках станции есть указания на нахождение личинок ручейников на глубине до 100 м. Мы считаем маловероятной возможность обитания их на этих глубинах, тем более, что, по нашим наблюдениям, жизнь байкальских ручейников связана с распространением водной растительности. Гораздо легче предположить, что на больших глубинах находятся пустые домики, занесенные туда с меньших глубин. Окончательно этот вопрос можно решить после обработки личинок ручейников всех сборов станции, что входит в план наших дальнейших работ.

Относительно количественного учета личинок ручейников Байкала трудно привести какие-либо определенные цифры ввиду того, что основная масса личинок этих насекомых обитает на каменисто-скалистом грунте, где современные методы количественного сбора еще бессильны. Можно только с уверенностью сказать, что число экземпляров ручейников на единицу поверхности дна — огромно. Об этом можно судить как по количеству имаго, облепляющих берег во время лёта, так и по камням, добываемым камнещупом из прибрежной полосы, которые в большинстве бывают сплошь покрыты домиками ручейников, прикрепляющихся к ним на зиму. Прикрепление это очень прочно, и так как из года в год насекомые используют одни и те же камни, то домики располагаются иногда во много слоев, нижние из которых бывают пусты и занесены илом (фиг. 1).

Известно, что быстрота роста и развития водных насекомых, в частности ручейников, тесно связана с прогреваемостью воды и вообще с микроклиматом данного местообитания. Суровые условия Байкала настолько замедляют развитие этих животных, что свой полный жизненный

цикл они успевают завершить в 2 года, в то время как для многих видов, обитающих в водоемах, хорошо прогреваемых, для этого требуется часто лишь несколько месяцев. Лёт ручейников приходится на весну и первую половину лета и у некоторых видов бывает очень растянутым. Многие виды Baicalina вылетают в конце июня — начале июля, и вылупление молоди, следовательно, происходит лишь в конце лета. Выведшиеся личинки свободно ползают по дну, питаются и растут, причем максимального размера достигают лишь к концу июля — началу августа следующего года. После этого они неподвижно укрепляются на камнях и начинают подготовку к окуклению, которое происходит для большинства видов в первой половине апреля следующего года, а для Thamastes значительно раньше. Цикл их развития замыкается в мае — июне вылетом имаго, что происходит только через 2 года после вылупления из яйца[1].

Фиг. 1. Baicalina spinosa Mart. Личинки на камнях

Эти выводы были нами сделаны на основании стационарных наблюдений над личинками, пересаженными в аквариум, и сравнения с наблюдениями в природных условиях. Приведем некоторые данные из этих наблюдений.

I. 15.V 1936 г. в один из аквариумов были посажены 3 экземпляра пойманной в Байкале личинки Baicalina bellicosa довольно крупного размера. Некоторое время они свободно ползали по дну и веточкам Myriophyllum, которыми питались. 25.V одна из них прикрепилась при помощи секрета передним отверстием к камню. 10 июня то же сделали и остальные.

II. 11.VII 1936 г. в аквариум помещено 6 экземпляров личинок Baicalina spinosa; к 25.VII все они неподвижно прикрепились к камням. К 10.VIII некоторые перевернулись головой к хвостовой части домика.

III. 12.VII 1936 г. в аквариум посажены 3 экземпляра личинок Thamastes dipterus. 15.VII они оказались прикрепленными к камню, причем острые загнутые концы домиков оказались обломленными, вследствие чего последние приобрели большое сходство с домиками Baicalina thamastoides.

IV. 15.VI 1936 г. в аквариум посажены 15 экземпляров личинок Baicalina thamastoides. К 12.VII в живых осталось 8 экземпляров, причем один из них прикрепился неподвижно к камням. К 25.VII все они прикрепились к камням.

V. 25.V 1936 г. в аквариум были посажены 2 экземпляра личинок Dicosmoecus palatus MacLach, пойманные в речке Б. Черемшанке, впадающей в Байкал в районе Лиственничного. В продолжение почти полутора месяцев они активно питались животной пищей, увеличивались в размерах

[1] У Thamastes dipterus значительно раньше (см. ниже).

(хотя пойманы были уже очень крупными) и надстраивали свои домики, прикрепляя песчинки к головному концу. 5.VII—7.VII они прикреплялись неподвижно к камню. 27.VII один из прикрепленных домиков был вскрыт, в нем оказалась уже куколка. Расположение ее относительно головного конца домика — нормальное. 5.VIII из второго домика вылетело взрослое насекомое.

На основании приведенных данных можно заключить следующее: если бы байкальские ручейники имели годовой цикл развития, то личинки, пойманные в мае — июне, т. е. до начала лёта соответствующих видов, и относящиеся, следовательно, к поколению прошлого года, должны были бы окуклиться и вылететь в июне — июле 1936 г. Мы же видим, что в то время как в природе происходил лёт этих видов, в аквариуме они продолжали оставаться до конца августа (конец наблюдений) в состоянии личинок, неподвижно прикрепленных к камням. Кроме того, некоторые личинки крупного размера, посаженные в аквариум, были пойманы уже после того, как лёт данного вида закончился. Они вели себя так же, как и предыдущие.

Такое поведение личинок не было вызвано измененными искусственно условиями обитания. Доказательством служит то, что в это же время, т. е. в июле — августе 1936 г., после вылета всех видов в Байкале наблюдалось массовое прикрепление к камням личинок Baicalina spinosa, B. thamastoides и др., крупные размеры которых заставляли относить их безоговорочно к поколению прошлого, т. е. 1935 г. Весной 1937 г. — в середине апреля многие из них были найдены еще в виде личинок, но большинство уже в виде куколок. К концу апреля — началу мая в виде личинок встречаются лишь B. bellicosa и единично B. spinosa; B. thamastoides и Thamastes dipterus, собранные в это время с камней (в прикрепленном состоянии), были уже в виде куколок. В то же время личинки всех видов, но далеко еще не достигшие предельного размера и относимые нами к поколению 1936 г., свободно ползали по дну, не обнаруживая стремления к окуклению.

Любопытно отметить еще некоторые особенности жизни байкальских ручейников. Молодь непосредственно после вылупления приступает к постройке домика, при этом выбор первоначального строительного материала зависит от места. Большей частью это детрит или очень мелкий песок. Иногда, не найдя достаточно мелкого материала, личинки употребляют в дело более крупные песчинки, причем, ползая по дну, выбирают себе наиболее подходящие, захватывают их в передние лапки и прикрепляют к переднему концу своей трубки. В этом случае домики оказываются часто настолько громоздкими, что личинка едва может двигаться под тяжестью своего сооружения. По мере роста домик приобретает характерную для каждого вида внешность. Все Baicalinini строят домики исключительно из песка и мелких камешков, хотя в некоторых местах их обитания встречаются и многочисленные древесные остатки. Исключение составляет лишь Baicalodes ovalis, личинки которого употребляют на постройку домика, кроме обычного материала, древесные остатки, крышки Prosobranchia, мелкие раковинки, коконы планарий вместе с их содержимым и т. д. (фиг. 1). Размер материала и форма трубки являются отличительными признаками каждого вида (см. специальную часть).

Личинки Baicalinini, по наблюдениям автора, питаются исключительно растительными организмами. Молодь, недавно вылупившаяся из яиц, ползая по камням, собирает зеленый налет преимущественно диатомовых водорослей. Взрослые личинки питаются уже крупными нитчатыми водорослями и высшими растениями (как, например, Myriophyllum).

В этом отношении байкальские ручейники резко отличаются от ручейников, обитающих в ручьях и речках, впадающих в Байкал. Так, например, экземпляры личинок Dicosmoecus palatus из речки Б. Черемшанки с жадностью поедали живых и мертвых веснянок, личинок и имаго

ручейников (Apataniinae и др.), гаммарид, наземных жучков и т. д. Достойна удивления прожорливость этих животных и количество поедаемой ими пищи. Однажды автор наблюдал борьбу из-за живой перлиды (имаго), предложенной им, происходившую между двумя экземплярами этого вида, жившими в аквариуме. Каждая вырывала добычу у другой и стремилась затащить в свою трубку. Baicalinini же, содержавшиеся в аквариумах, никогда не употребляли животной пищи. Кишечник личинок пойманных на воле экземпляров, по наблюдениям автора, всегда содержал лишь остатки растительной пищи. С достижением максимального размера (что приходится на июль — август второго лета), личинка перестает питаться и прикрепляется к камням передним концом трубки, предварительно затягивая его мембраной из секрета. При этом задний конец трубки иногда отстает от камня. Прикрепившись, личинка перевертывается в домике сначала так, что спина ее располагается вдоль брюшной стенки домика, а затем она повертывается вновь еще раз, и ее голова оказывается в хвостовой части домика. Это делается, повидимому, для устройства на период окукления заднего конца домика, который также бывает затянут мембраной с несколькими (или одним) отверстиями. Число и расположение этих отверстий также является характерным признаком вида (см. специальную часть). Весной личинка перед окуклением, а следовательно, и куколки оказываются вновь в нормальном положении. После прикрепления к камню личинка переходит в стадию диапаузы, т. е. перестает передвигаться с места на место и питаться; тело ее становится короче и толще, внутри накапливаются большие количества жира в виде отдельных конкреций и вообще меняется весь habitus. В этом состоянии личинка пребывает довольно долго — с августа до конца зимы или начала весны (точные сроки окукления для отдельных видов еще не выяснены).

Для выхода из домика куколка прогрызает его около переднего конца, вылезает и, поднявшись к поверхности воды, некоторое время быстро плавает с помощью второй пары ног, покрытой густыми плавательными щетинками. Затем, вылезши на камень, она движениями всех трех пар ног сбрасывает куколочную шкурку и превращается в имаго. (Автор неоднократно наблюдал этот процесс в аквариуме.) В природе же никогда не удавалось наблюдать куколок, выползающих на берег, зато часто можно было видеть имаго, плавающих на некотором расстоянии от берега и после нескольких попыток взлета поднимающихся в воздух. Thamastes dipterus также достигают берега вплавь уже в стадии имаго, поэтому можно предположить, что сбрасывание куколочных шкурок происходит обычно на поверхности воды. Они в большом количестве во время лёта плавают на поверхности воды в некотором удалении от берега, даже в совершенно тихую погоду.

Большой биологический интерес представляют особенности лёта и спаривания отдельных видов.

Самым растянутым является, повидимому, лёт Thamastes dipterus. К сожалению, автору не приходилось наблюдать начало вылета Thamastes dipterus, который, по рассказам очевидцев, происходит ранней весной.

В это время Байкал еще прочно скован ледяным покровом, и путями выхода насекомых из-подо льда являются, очевидно, многочисленные трещины, появляющиеся в это время во льду. Дальнейшая судьба попадающих на поверхность льда насекомых требует специальных наблюдений. Возможно, здесь мы имеем дело с другим, еще не описанным видом или подвидом. Массовый лёт Thamastes dipterus (который мы называем так лишь условно, так как известно, что Thamastes никогда не летают, а только плавают на поверхности воды или бегают по льду и камням) наблюдался автором в середине мая (в 1936 и 1937 гг.), т. е. в то время, когда Байкал только очищался от льда, и прибрежная поло-

са была еще покрыта большими и малыми льдинами. В это время насекомые, выходя на берег, принуждены были передвигаться частично по воде, частично по льду, причем по поверхности льда они бегали не менее быстро, чем плавали по воде. Попав на берег, они в большом количестве покрывали прибрежные камни, особенно такие, которые частью находились в воде. Некоторое время насекомые сидели неподвижно, греясь на солнце, затем вновь спускались на поверхность воды. В тихие солнечные дни можно наблюдать массу Thamastes, быстро плавающих по поверхности воды, причем самцы отыскивают самок и спариваются с ними также на воде. Автор наблюдал в это время большое преобладание самцов, которые, наскакивая друг на друга, затевали борьбу, собираясь иногда по 3—4 экземпляра.

Лёт прочих видов резко отличается от только что описанного. Имаго этих насекомых покрывают в баснословных количествах прибрежные скалы (наблюдения велись, главным образом, на мысу Березовом), отстоящие от уреза воды на несколько метров. Набиваются имаго в глубокие расщелины в скалах и при этом обнаруживают склонность скопляться большими массами, так что наряду с углублениями, доотказа набитыми насекомыми, наблюдаются тут же совершенно пустые. В избранных насекомыми углублениях толщина живого слоя достигает иногда 10 см и больше, общее же количество равно тысячам экземпляров на каждый квадратный метр поверхности скал. Количество их настолько велико, что уже в некотором расстоянии от скал слышны шелест и шуршание крыльев этих насекомых. Высота, до которой располагаются насекомые, достигает приблизительно 10 м.

После спаривания самки вновь попадают на поверхность воды и затем спускаются под воду для откладки яиц, которые в виде зеленоватых слизистых шаров прикрепляются ими к камням. Любопытно, что взятые в лабораторию спаренные насекомые и помещенные в аквариумы с торчащими из-под воды камнями, находились в состоянии спаривания по 3—4 дня, после чего многие откладывали яйца и через несколько дней погибали. В отличие от них, Thamastes dipterus никогда в неволе не спаривались и не откладывали яиц.

Что касается взаимоотношения байкальских ручейников с другими обитателями озера, то наши наблюдения далеко не достаточны и требуют своего продолжения. Прежде всего должны быть отмечены симбиотические взаимоотношения личинок ручейников с некоторыми низшими беспозвоночными. В домиках живых личинок мы неоднократно находили мелких олигохет и даже довольно редко встречающуюся в этом районе Байкала полихету Manajunkia baicalensis, которая при этом была без собственной трубки. Несколько раз в домиках, занятых личинками, были обнаружены кладки, по всей вероятности, гаммаридные. Пустые домики ручейников часто используются в качестве убежища олигохетами и особенно гаммаридами, забирающимися внутрь. Врагами ручейников из беспозвоночных являются крупные байкальские планарии, которые, ползая по камням между домиками окукливающихся ручейников, проникают в них, несмотря на их прочную закупорку, и пожирают куколок. Автор несколько раз обнаруживал непереваренные хитиновые части куколок в желудках планарий размером в 1—2 см и больше.

Еще более интересно использование ручейников промысловыми рыбами Байкала. Этот вопрос особенно актуален ввиду огромного количества этих насекомых, с которыми по численности могут конкурировать лишь байкальские гаммариды. [Кроме них, как известно, большую продуктивность дают олигохеты и личинки хирономид (Миклашевская, 1935)]. Эти последние обитают лишь на песчаных грунтах, распространенных очень ограниченно в пределах Байкала. Ручейники же заселяют в массовых количествах как зону каменистого прибрежья, занимающую первое по площади место на глубинах до 200 м, так и песчаные грунты

(Baicalinella foliata). Автор сам не исследовал питания байкальских рыб, знаток же ихтиофауны Байкала Д. Н. Талиев сообщил нам некоторые сведения по питанию рыб, доказывающие, что ручейники используются промысловыми рыбами в качестве питания мало. Исключение составляют омуль, питающийся имагинальной стадией ручейников в период лёта, хариус и бычки, поедающие личинок ручейников.

На основании всего вышеизложенного, невольно напрашивается мысль о необходимости провести ряд мероприятий, позволяющих рационально использовать огромные пищевые ресурсы байкальского бентоса в целях интенсификации рыбного хозяйства этого огромного водоема. Особую актуальность приобретает этот вопрос в связи с опытами по акклиматизации в Байкале новых пород рыб, производящимися Бурят-Монгольским рыбтрестом (пересадка сазана в Посольский сор в 1934 г. и проекты пересадки других рыб).

II. Описание личинок байкальских ручейников

Из приводимого ниже описания личинок шести видов трибы Baicalinini Mart. можно притти к заключению, что все они обладают некоторыми общими чертами внешнего строения, отличающими их от обычных сибирских Apataniinae. Такой характерной чертой является прежде всего довольно значительная их величина. Не говоря уже о таких крупных формах, как Baicalodes ovalis Mart. или Baicalina spinosa Mart., даже наиболее мелкая личинка Baicalinella foliata Mart. крупнее таких типичных представителей Apataniinae, как Apatelia zonella Zett (arctica Bon.), A. muliebris и т. д. Хитиновые шипики, хорошо выраженные у трибы Baicalinini и отсутствующие у большинства семейств, у других Apataniinae хотя и имеются, но выражены несравненно слабее, чем у байкальских личинок. Интересно, что сильное вооружение в виде шипов и других выростов хитина присущи не только личинкам ручейников, но и другим группам байкальских организмов, каковы многочисленные Amphipoda. Эти последние, в отличие от обычных, обитающих в пресных водах, видов, вооружены причудливыми, иногда прямо чудовищными шипами. Из других групп можно сослаться, например, на данные Acca (1935), в которых он указывает, что паразит Echinophthirius norridus var. baicalensis. «усажен гуще шипами и колючками хитина (чем родственная форма из Северных морей. — *И. Б.*), да и сами эти хитиновые образования длиннее...». На основании этого можно предположить, что сильное развитие вооружения байкальских личинок Trichoptera стоит в связи с их приспособлением к условиям их обитания. С другой стороны, интересно отметить, что личинка Baicalodes ovalis Mart., обитающая на более глубоких местах, отличается значительно менее развитым вооружением и вообще более тонким и нежным хитином. Этот факт заставляет предполагать возможную зависимость между вооружением личинок и защищенностью их местообитания от действия прибоя и волнений.

Интересной особенностью этой группы является то, что у двух ее представителей, а именно, Baicalodes ovalis Mart. и Thamastes dipterus Hag. отсутствует «рог» на переднегруди, а так как «рог» является одним из признаков, характерных для всего семейства Limnophilidae Kol.,— естественно предположить здесь явление редукции. В то же время у других видов Baicalinini не заметно никаких признаков начавшейся редукции «рога». Личинки всех шести видов нашей группы снабжены жабрами, но у личинок Baicalinella foliata Mart. они редуцировались и сохраняются только в числе одной пары, в виде еле заметных остатков, на спинной стороне личинки. Большинство видов имеет жабры, несколько сплющенные в дорзовентральном направлении. Вдоль брюшной и спинной сторон личинок тянется довольно глубокая борозда, проходящая посредине

каждой стороны. У Baicalinella foliata Mart. и Thamastes dipterus Hag. эта борозда выражена слабее и намечается в виде светлой линии.

Наиболее надежным признаком для разделения этой группы личинок является, по нашему мнению, форма гипостома. По этому признаку вся группа разделяется на две подгруппы: 1) род Baicalina Mart. с видами B. spinosa Mart., B. bellicosa Mart. и B. thamastoides Mart. и 2) из представителей 3 родов: Baicalodes ovalis Mart., Baicalinella foliata Mart. и Thamastes dipterus Hag.

Первая подгруппа характеризуется гипостомом, вытянутым в длину, вторая — гипостомом более широким и коротким.

1) Baicalina spinosa Mart. (табл. 1)

Длина 12—17 мм, ширина 3—4 мм. Голова светложелтая, овальная. В задней и боковых частях несколько светлее. Позади наличника (Clypeus) едва заметные темные пятнышки. Задний край и затылочное отверстие обведены темной каймой. Вокруг глаз светлые ободки, позади 2 равные черные щетинки. Поверхность головы покрыта мелкими шипиками. Наличник (фиг. 1) заострен в задней части, вся поверхность его покрыта мелкими шипиками. Верхняя губа (фиг. 4) желтая, обычно с двумя темными пятнами у переднего края и бурым пояском в месте сочленения с наличником. 3 пары крупных щетинок расположены, как показано на фигуре. Боковые участки губы прозрачны, окаймлены недлинными пучками волосков, которые переходят на передний край в виде густой, короткой щетки. Поверхность губы покрыта мелкими шипиками. Жвалы у молодых личинок острые, длинные (фиг. 2), с широким пучком волосков, располагающихся почти по всей длине жвалы. Перед линькой, как и у всех личинок, жвалы сильно сточены, черные, короткие, лишь с остатком пучка волосков (фиг. 3). Гипостом (фиг. 5) светлый, характерный, очень вытянут в длину. Его длина не менее чем в два раза превышает ширину. Покрыт, особенно в задней части, довольно крупными шипиками. Переднеспинка (фиг. 6) светложелтая, с буроватыми, едва заметными пятнами в задней половине. Передний край окаймлен бурой полоской и усажен более длинными, чем весь сегмент, шипиками. Противоположный край с двумя темными полосками по обе стороны шва. Группа щетинок позади черного бокового пятна, имеющего форму вытянутого треугольника, несколько пар по переднему краю, одна почти в середине сегмента. При сочленении щитка с первой парой ног хитиновые части образуют фигуру (см. фиг. 7).

Весь щиток покрыт довольно крупными шипиками, направленными вперед. Переднегрудь с длинным коричневым «рогом». Среднеспинка (фиг. 8) имеет темно окрашенные части, которые в типичном случае образуют рисунок, схематично изображенный на фиг. 9. Интенсивность окраски может сильно варьировать до темной, почти закрывающей срединную светлую полоску. Темные пятна по бокам имеют ромбовидную форму и снабжены группами щетинок. Иногда два пятна заметны в середине сегмента, по бокам светлой полоски (фиг. 9). Покров шипиков выражен слабее, чем у переднеспинки. По краю он заметен в верхнебоковых углах (фиг. 8). Заднеспинка снабжена с боков двумя хитиновыми пятнами лунообразной формы, обращенными выпуклостью к середине сегмента. На этих пятнах обычно заметны 2—3 темные точки в середине, передний конец их усажен щетинками. Параллельно переднему краю сегмента, в первой его половине, заметно мясистое утолщение, усаженное рядом щетинок, загнутых вперед и делящееся продольной бороздой, проходящей вдоль всей спинной стороны на две группы. Два пучка щетинок расположены против выпуклости луновидных хитиновых пятен. Защитные пластинки первой и второй пары ног изображены соответственно на фиг. 10 и 11. Поверхность их также покрыта шипиками, сидя-

щими и по краю в углах пластинок. Ноги всех трех пар очень сходны между собой. Вертлуг по краю, обращенному к ляжке, имеет также 1—2 черных зубца (фиг. 12) и снабжен двумя шпорами, расположенными одна выше другой. Бедро на стороне, обращенной вперед, имеет ряд зубчиков

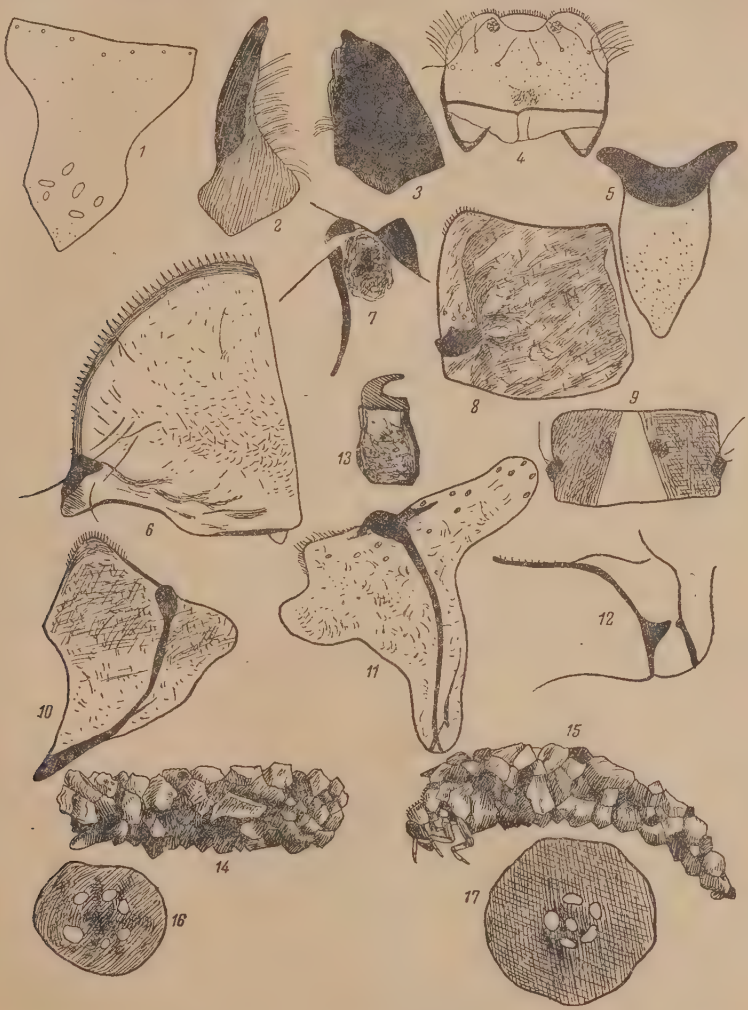


Таблица 1. Baicalina spinosa Mart.

1. Наличник, ув. 40. *2*. Жвала молодой личинки, ув. 60. *3*. Жвала личинки перед последней линькой, ув. 60. *4*. Верхн. губа, ув. 40. *5*. Гипостом, ув. 120. *6*. Переднеспинка, ув. 40. *7*. Защитные пластинки первой пары ног, ув. 40. *8* и *9*. Среднеспинка. *10*. Защитная пластинка второй пары ног, ув. 60. *11*. Защитная пластинка третьей пары ног, ув. 60. *12*. Ляжка первой пары ног, ув. 60. *13*. Задний крючок, ув. 60. *14*. Домик куколки. *15*. Домик личинки. *16* и *17*. Задний конец куколочного домика, ув. 20

в виде гребешка. «Гребешок» этот выражен у Baicalina spinosa Mart. слабее, чем у большинства Baicalinini (особенно у третьей пары). Одна шпора располагается примерно в середине бедра; голень снабжена парой шпор на передней поверхности в месте сочленения с лапкой; I абдоминальный сегмент снабжен четырьмя буграми. На спинной поверхности его проходит поперечный ряд черных щетинок, прерываемый спинным

бугром. На абдоминальной поверхности две группы щетинок между буграми боковыми и брюшным и две по краям брюшного бугра. Две щетинки располагаются на брюшном бугре. Группы, расположенные между спинным и боковыми буграми, поднимаются к вершине боковых бугров и почти сливаются впереди них со спинным рядом щетинок. Абдоминальные щитки выражены со II по VII сегмент включительно. Боковая линия, состоящая из недлинных волосков, заметна со II по VIII абдоминальный сегмент

Сегменты	Боковые ряды	Брюшные ряды
I	—	—
II	1—1	0—1
III	1—1	0—1
IV	(1)—(1)	0—1

включительно. Жабры: в спинном ряду пресегментальные пары развиты слабее и на IV сегменте могут отсутствовать или находиться в числе одной пары. Пресегментальные пары отодвинуты ближе к боковой линии. Жабры заостренные, довольно массивные. Посредине VII и VIII сегмента прерывающиеся на середине поперечные ряды черных щетинок. Защитная пластинка IX сегмента овальная, по ее заднему краю — ряд щетинок, загнутых кпереди, в середине четыре более крупные щетинки. Позади задних крючков (фиг. 13) по паре массивных черных щетинок. Задние крючки покрыты шипиками.

Домик (фиг. 15): длина 15—20 мм, ширина 5—7 мм, довольно массивный, с более выпуклой верхней стороной и несколько уплощенной нижней. Задний конец загнут и укреплен мелкими камушками. Основной строительный материал — средней величины песок со включениями более крупных песчинок. Заднее отверстие закрыто мембраной, в которой, как правило, одно большое отверстие в центре. Домик куколок (фиг. 14) лишен загнутой хвостовой нежилой части, и мембрана заднего конца продырявлена группой отверстий, расположенных, как показано на фиг. 16 и 17.

2) Baicalina bellicosa Mart. (табл. 2)

Длина 10—14 мм, ширина 3—4 мм. Личинка толстая, плотная, валикообразная. Обычно первые два сегмента расположены под прямым углом к оси тела, а голова часто плотно прижата к телу, образуя, в свою очередь, прямой угол к первым двум сегментам. Голова очень темная, маленькая. Все тело при выемке из домика обычно изгибается в кольцо. Характерной чертой этой личинки является сильное развитие шипиков на всех хитиновых и местами даже кожистых покровах тела. Наличник (фиг. 18) широкий, заостренный в задней части, впереди имеет едва намеченные полосы, а в задней части несколько неправильных светлых пятен. Вся его поверхность густо усажена шипиками. Верхняя губа (фиг. 21) несколько сужена кзади, ее передние углы прозрачны; расположенные по их краю пучки волосков выражены очень слабо. По переднему краю губы обычно имеется три бурых пятна. От среднего пятна у некоторых личинок, как показано на фигуре, вдается вглубь губы треугольник с иным строением хитина, чем окружающие части. По всей вероятности, здесь имеются очень мелкие шипики. Три пары щетинок расположены, как показано на фигуре, но, кроме них, имеется непарная щетинка меньших размеров, расположенная на вышеупомянутом поле. Жвалы на фиг. 19 изображены уже несколько стертые. Жвалы перед последней линькой личинки изображены на фиг. 20. Гипостом (фиг. 22) маленький, темный, вытянут в длину, с черным пояском. В задней части его несколько десятков редких, но довольно крупных шипов. Поверхность головы покрыта шипиками, с боков головы на поверхности, обращенной внутрь головной капсулы, имеются две группы шипиков. Возле глаз — по паре недлинных

щетинок. Переднеспинка (фиг. 23) обычно темная, но у некоторых экземпляров светлокоричневая, со светлой полоской по переднему краю, усаженному длинными, редкими шипами. Вся поверхность щитка покрыта шипиками. «Рог» на переднегруди имеется. Среднеспинка (фиг. 25) такой же окраски, отличается значительной шириной, которая не менее, чем ширина переднеспинки. Задний край щитка остается совершенно неокрашенным, представляя собой довольно широкую нехитинизированную белую полосу, захватывающую и боковые выступы задних углов. У большинства личинок темная окраска не занимает всей площади передней

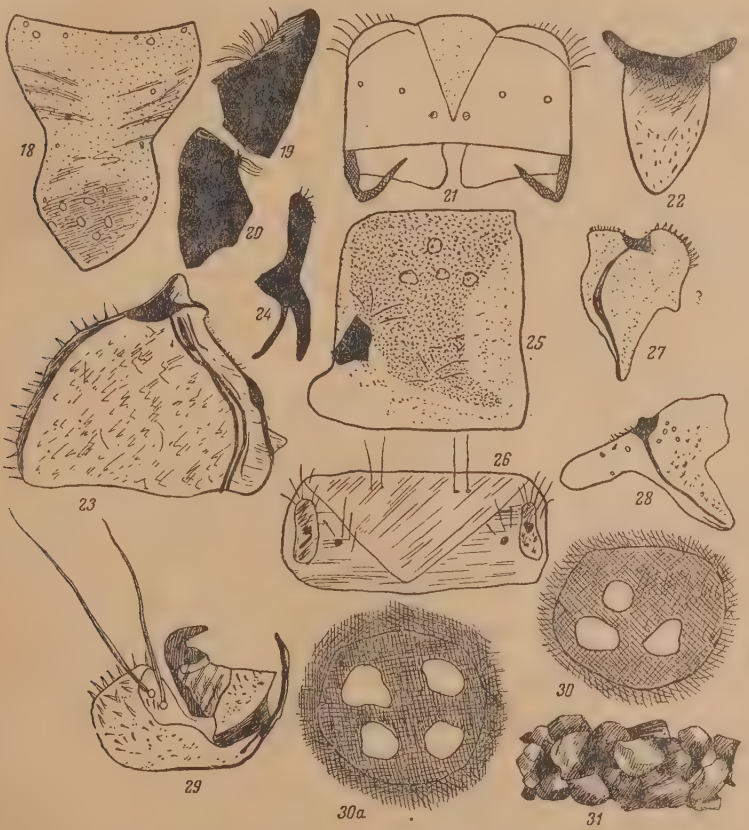


Таблица 2. Baicalina bellicosa Mart.

18. Наличник, ув. 40. *19*. Жвала личинки, ув. 60. *20*. Жвала личинки перед линькой, ув. 60. *21*. Верхн. губа. *22*. Гипостом, ув. 120. *23*. Переднеспинка, ув. 40. *24*. Защитные пластинки первой пары ног, ув. 60. *25*. Среднеспинка, ув. 40. *26*. Заднеспинка. *27*. Защитный треугольник второй пары, ув. 40. *28*. Защитный треугольник третьей пары, ув. 40. *29*. Задний крючок, ув. 40. *30* и *30а*. Задний конец куколочного домика, ув. 40. *31*. Домик личинки

части щитка, а оставляет по обеим сторонам шва светлое пространство овальной формы, тянущееся почти во всю длину щитка. Черные пятна с боков щитка имеют форму неправильных треугольников. Возле них и немного отступя вглубь сегмента две группы щетинок. На общем темном фоне ряд более светлых неправильных пятен, окаймленных темными точками. Весь щиток густо покрыт мелкими шипиками. У светлоокрашенных личинок заметна темная очерченность переднего края среднеспинки. Заднеспинка кожистыми складками заметно разделяется на три треуголь-

ные части (схематическая фиг. 26). Средняя часть несет на переднем крае две, иногда три пары щетинок. Боковые по хитиновому пятну неправильной формы, приблизительно в центре которых имеется по одной черной крапинке, а на переднем конце группа щетинок. Вблизи хитинового пятна имеется хитиновая точка (иногда две-три), окруженная группой щетинок. Защитные пластинки ног изображены соответственно на фиг. 24, 27 и 28 и характеризуются значительно развитым покровом шипиков.

Ноги: вооружение первой пары типичное для всей группы — две шпоры на вертлуге, одна на бедре и пара у конца голени. У второй пары эти шпоры выражены слабее и у третьей носят характер шиповидных щетинок. Ляжка покрыта густым покровом шипиков. У третьей пары край выемки ляжки усажен крепкими черными щетинками. На бедрах умеренные «гребешки», щетинок мало. Спинной бугор первого абдоминального сегмента довольно большой, брюшной же и боковые бугры выражены слабо. По обеим сторонам спинного бугра по нескольку недлинных щетинок, посредине брюшного бугра пара более крупных и по бокам от них более мелкие, переходящие затем на боковые бугры и окружающие их с брюшной стороны. Абдоминальные щитки хорошо выражены, имеются вплоть до VII сегмента включительно. Иногда окрашены, но часто бледные или обведенные кругом или частично по краю бурой каймой. Боковая линия ясная, из довольно длинных бурых волосков, заметна со II абдоминального сегмента до VIII включительно. Начинаясь на II сегменте едва заметной полоской, она покрывается к середине тела длинными волосками и к VIII сегменту опять сходит на-нет. Жабры не длинные, но довольно массивные.

Иногда могут отсутствовать постсегментальные жабры II абдоминального сегмента. Некоторые пары могут быть рудиментарны. На спинной поверхности VII сегмента ряд черных щетинок из 10—12 штук. Овальная пластинка IX сегмента по заднему краю снабжена густым рядом из 20—25 длинных щетинок. Задние крючки (фиг. 29) снабжены парой массивных щетинок и хитиновыми пластинками, поверхность которых усажена шипиками, а по краю сидят довольно крупные шипы.

Сегменты	Спинные ряды	Брюшные ряды
I	—	—
II	1—1	0—1
III	1—1	0—1
IV	—	0—(1)

Домик (фиг. 31): длина 11—15 мм, ширина 5—7 мм. Несколько напоминает куколочный домик Baicalina spinosa Mart., но обычно короче и сложен из беспорядочно подобранных песчинок со включением более крупного материала, особенно на заднем конце домика. Часто благодаря такому разнородному материалу домик теряет вид правильной трубки. Задний конец его (фиг. 30 и 30а) как у личинки, так и у куколки закрыт мембраной мешковидной формы, в узком конце которой располагаются три или четыре неправильных отверстия.

3) Baicalina thamastoides Mart. (табл. 3)

Длина 10—12 мм, ширина 2—3 мм. Голова очень темная, позади глаз две равные щетинки. Затылочная и нижняя часть головы немного светлее. Наличник (фиг. 32) несколько вытянут и заострен в задней части, где имеются светлые пятна, как и на боках головы. Вся поверхность густо покрыта шипиками. Верхняя губа (фиг. 35) типична для всей группы, с прозрачными передними углами и хорошо выраженными пучками волосков, которые на переднем крае образуют густую и короткую щетку. Жвалы после линьки изображены на фиг. 33, перед линькой — на фиг. 34.

Гипостом (фиг. 36) по форме занимает промежуточное положение среди описываемой группы. Его длина в 1,5 раза больше ширины, он несколько расширен в передней части и удлинен и заострен в задней. Немного отступя от темного пояска, начинается покров шипиков, заполняющий всю его поверхность. Окраска гипостома преимущественно светлокоричневая. Поверхность головы покрыта шипиками. Изнутри хитин головы имеет интересное чешуйчатое строение, особенно заметное у этого вида, но намечающееся и у других личинок группы. Края чешуек приподняты

Таблица 3. Baicalina thamastoides Mart.

32. Наличник, ув. 40. *33*. Жвала молодой личинки, ув. 80. *34*. Жвала личинки перед линькой, ув. 80. *35*. Верхняя губа, ув. 60. *36*. Гипостом, ув. 80. *37* и *38*. Переднеспинка. *39*. Защитные пластинки первой пары ног, ув. 40. *40*. Защитная пластинка второй пары, ув. 40. *41* и *42*. Среднеспинка. *43*. Защитная пластинка третьей пары, ув. 40. *44*. Жабра, ув. 60. *45*. Защитная пластинка IX сегмента. *46*. Задний крючок, ув. 40. *47*. Задний конец личиночного домика, ув. 40. *48*. Задний конец куколочного домика. *49*. Домик личинки

в виде гребешков и местами образуют настоящие шипики, обращенные внутрь головы (см. описание B. bellicosa). Переднеспинка (фиг. 37) светложелтая, покрыта шипиками, по переднему краю более крупными. Три пары черных щетинок располагаются ближе к переднему краю. Типичный рисунок переднеспинки (схематическая фиг. 38) — три треугольных поля из темных крапинок: два в задних углах сегмента и третий, входящий в виде клина между первыми двумя. Но этот последний треугольник большей частью выражен очень слабо или совершенно отсутствует. Напротив, у некоторых темноокрашенных экземпляров все эти части рисунка сливаются и заполняют почти весь щиток. «Рог» на переднегруди темный, длинный. Среднеспинка (фиг. 41) имеет основной фон

желтый, хитиновый покров ее более тонок, мелкие шипики покрывают поверхность щитка, краевые же ряды не выражены. По обе стороны черного треугольного пятна две группы щетинок по 5—7 в каждой и несколько темных пятен, состоящих из крапинок. Общий рисунок сегмента показан схематически на фиг. 42. В типичном случае коричневый рисунок заполняет почти весь сегмент, только средняя часть его остается в виде белого пятна. У темноокрашенных индивидуумов это пятно бывает выражено очень слабо или полностью отсутствует; наоборот, у светлых экземпляров оно простирается до нижнего края сегмента. Задняя спинка с продольным рядом черных волосков — на границе передней трети сегмента. С боков пара хитиновых пятен лунообразной формы. В передней части каждого пятна группа черных щетинок из 6—10 штук, приблизительно в центре его черная крапинка. Внутрь от этих пятен также группа щетинок. Величина лунообразных хитиновых пятен различна. У некоторых экземпляров между ними и защитными пластинками ног располагается еще одно хитиновое пятно меньших размеров. Иногда вокруг пятен целый участок сегмента бывает покрыт более светлым хитином. Вооружение ног очень слабое — настоящие шпоры сидят лишь в конце вертлуга (2) и в середине бедра (1) первой пары ног и пара у конца голени всех ног. В остальном имеются налицо скорее шиповидные щетинки. «Гребешки» шипиков выражены лишь в дистальной части бедра и то очень слабо. Защитные пластинки ног соответственно на фиг. 39, 40 и 43. I абдоминальный сегмент с четырьмя слабо выраженными буграми. На дорзальной поверхности его по обе стороны бугра ряд щетинок по 12—16 с каждой стороны. Вентральная поверхность покрыта короткими волосками. Боковая линия заметна со II, иногда III абдоминального сегмента и по VIII включительно. Жабры уплощенные, пресегментальные развиты слабо, постсегментальные длинные, особенно брюшные. На фиг. 44 даны контуры одной жаберной нити спинного ряда для сравнения ширины ее уплощенной стороны и длины нити. Абдоминальные щитки имеются со II по VII сегмент включительно. На VIII сегменте они постоянно отсутствуют. Окраска их бывает очень темная, часто же она не отличается от общего светлого фона, причем на различных сегментах одной и той же личинки окраска может быть различной. Общая окраска тела также вариирует от совершенно светлой до темнокоричневой. На дорзальной поверхности VII сегмента прерванный ряд щетинок по 5—7 с каждой стороны. На защитной пластинке IX сегмента (фиг. 45) ряд щетинок из 6—8 штук, из которых две средние — более крупные; пара сидит в углах пластинки. Задние крючки (фиг. 46) маленькие, сильно загнутые. Защитные пластинки их снабжены шипиками.

Сегменты	Спинные ряды	Брюшные ряды
I	—	—
II	1—1	0—1
III	0—1	0—1
IV	(0—1)	(0—1)

Домик (фиг. 49) 10—14 мм длинной, 4—5 мм шириной, плотный, гладкий; сложен из мелкого однородного песка с редкими включениями более крупных песчинок, равномерно изогнут (в отличие от домика Thamastes dipterus), но вентральная сторона несколько уплощена, дорзальная выпуклая. Дорзальная стенка куколочного домика над головой загибается книзу так, что переднее отверстие перемещается почти целиком на вентральную сторону. Задний конец домика личинки закрыт мембраной, которая обычно имеет одно большое, круглое отверстие, расположенное приблизительно в центре (фиг. 47). Куколочный домик обычно имеет одно отверстие, перехваченное перепонками, которые образуют, таким образом, несколько меньших отверстий (фиг. 48).

4) Baicalodes ovalis Mart. (табл. 4)

Длина 15—18 мм, ширина 3—4 мм. Наличник (фиг. 50) в задней части обычно темнее, характеризуется неровными краями, крупными светлыми пятнами в задней части, значительным количеством дополнительных

Таблица 4. Baicalodes ovalis Mart.

50. Наличник, ув. 40. *51.* Жвала молодой личинки, ув. 60. *52.* Жвала личинки перед последней линькой, ув. 60. *53.* Верхняя губа, ув. 60. *54.* Гипостом, ув. 80. *55.* Переднеспинка, ув. 40. *56.* Защитные пластинки первой пары ног, ув. 40. *57* и *58.* Среднеспинка. *59.* Защитная пластинка второй пары, ув. 60. *60.* Защитная пластинка третьей пары, ув. 40. *61.* Задний край головы. *62.* Задний крючок, ув. 60. *63.* Домик личинки. *64.* Домик куколки. *65.* Задний конец личиночного домика, ув. 40. *66.* Задний конец куколочного домика, ув. 40

непарных щетинок и отсутствием шипиков. Верхняя губа (фиг. 53) желтая, передний ее край несколько шире заднего и снабжен с боков длинной оторочкой из волосков, а по переднему краю — густой щеткой коротких. На поверхности губы редкие и мелкие шипики. Жвалы до и после линьки

соответственно на фиг. 52 и 51. Гипостом (фиг. 54) широкоовальный, усажен, особенно в задней части, довольно крупными шипами, которые сидят даже на мягких тканях, прилегающих к ротовым частям. Все хитиновые части личинки отличаются от частей других видов тонкостью, мягкостью и прозрачностью, а также гораздо более слабо выраженным покровом шипиков. Переднеспинка (фиг. 55) светложелтая, почти бесцветная, с немногочисленными мелкими пятнышками. Передний край ее снабжен длинными шипиками, сидящими в 2—3 ряда. Многочисленные, гораздо более мелкие шипики покрывают участок около вырезки заднего конца спинки (фиг. 55, *а*). На остальной поверхности щитка шипики отсутствуют и имеется лишь несколько пар щетинок; в задней трети щитка бурая полоска. «Рог» на переднегруди отсутствует. Среднеспинка (фиг. 57) также очень бледная, с мелкими желтыми пятнышками, образующими в своей совокупности фигуру бабочки (схематическая фигура 58). Степень яркости этого рисунка сильно вариирует у различных представителей вида. Шипики сохранились лишь по краю щитка в передних боковых углах (фиг. 57). Хитиновые пятна заднеспинки очень бледные, с двумя черными черточками, расположенными перпендикулярно друг другу. Сбоку от пятен, внутрь щитка расположены группы по 3—4 щетинки. На утолщении переднего края сегмента, на каждой его половине, по четыре расположенных в ряд щетинки. Шипики сохраняются лишь в одном из углов защитной пластинки второй пары ног (фиг. 59). Защитные пластинки первой и третьей пар ног соответственно на фиг. 56 и 60. На передней ляжке с нижней стороны виден «гребешок» шипиков, а на верхней стороне первой и второй пары пучок щетинок. На третьей паре щетинки расположены с нижней стороны. На вертлуге у дистального конца шпора и несколько шиповидных щетинок. В середине бедра первой и второй пары шпора, у третьей же лишь шиповидные щетинки. Кроме того, бедра второй и третьей пары снабжены слабыми «гребешками» шипиков, главным образом в начале и конце членика. Голени всех ног снабжены парой шпор у дистального конца и рядом шиповидных щетинок перед ними. Лапки вооружены лишь щетинками, из которых пара постоянно расположена у дистального конца с нижней стороны и несколько с верхней. На дорзальной поверхности I абдоминального сегмента по бокам бугра две группы щетинок по три в каждой. На абдоминальной стороне в центре и ближе к боковым буграм группы мелких щетинок, в центре пара более крупных. Абдоминальные щитки имеются со II по VI сегмент включительно. Боковая линия со II по VII, иногда VIII сегмент включительно. Жабры, несколько уплощенные в дорзовентральном направлении, расположены постсегментально, причем первая пара бывает развита значительно сильнее, чем вторая (как на брюшной, так и на спинной стороне). На VII сегменте две пары щетинок (на дорзальной поверхности), на VIII — ряд щетинок. Защитная пластинка IX сегмента снабжена рядом в 12—17 щетинок. Задние крючки (фиг. 62) имеют хитиновые пластинки с очень широкой частью, обращенной к хвостовому концу и сильно суженной в противоположном конце (фиг. 61). Внутрь от этих пластинок сидят четыре щетинки: две длинные (в центре) и две короткие (по бокам). Все тело имеет зеленоватую окраску.

Сегменты	Спинные ряды	Брюшные ряды
I	—	—
II	0—1	0—1
III	0—1	0—1

Длина домика (фиг. 63) обычно 23—26 мм, но бывают экземпляры с значительно более длинными домиками (до 30 мм и более) за счет нежилой задней части. Ширина в среднем 5—6 мм, но благодаря частым посторонним включениям, образующим нередко подобие крыльев, бывает значительно больше. Весь характер домика резко отличается от доми-

ков других видов. Строительный материал самый разнообразный. Одна и та же постройка бывает сложена из камушков и песчинок довольно различной величины со включением раковин Gastropoda, крышечек Prosobranchia, часто живых коконов планарий, древесных остатков и т. д. Все это собрано и скреплено как попало, и поэтому домики эти не отличаются прочностью, присущей постройкам остальных видов. В домике можно различать две основные части: собственно трубку, сложенную более прочно из мелкого, довольно однородного материала, и более крупные элементы вышеупомянутого состава, прикрепленные к ней и часто придающие домику крыловидную форму. Куколочный домик (фиг. 64) отличается обычно несколько меньшей длиной за счет обломанной нежилой части. Задний конец домика личинки (фиг. 65) большей частью закрыт мембраной мешковидной формы, которая имеет в своем углублении большое круглое отверстие, а вокруг него продырявлена мелкими, между которыми располагаются укрепляющие мембрану крупные песчинки. Задний конец куколочного домика затянут очень характерной мембраной (фиг. 66), имеющей форму сита с многочисленными мелкими отверстиями.

5) Baicalinella foliata Mart. (табл. 5)

Длина 9—11 мм, ширина 2 мм. Голова темная, овальная, позади глаз по паре недлинных щетинок. Верхняя губа (фиг. 70) желтая, типичная для данной группы. Жвалы (фиг. 68 и 69). Три пары щетинок образуют полукруг. Наличник (фиг. 67) с немногими светлыми пятнами; поверхность его усажена шипиками. Гипостом (фиг. 71) широкоовальный, немного сужен кзади, образует подобие носика, густо усажен шипиками. Переднеспинка (фиг. 72) желтая, передняя ее треть и внешнебоковые стороны прозрачные, белые, остальные части окрашены. Более темная окраска располагается на обеих половинках щитка в виде треугольника, обращенного вершиной назад, в средине которого остается более светлое треугольное же поле. Шипики покрывают весь щиток, на внешнем переднем его крае они выражены очень слабо и не образуют характерного «гребешка». В задней части сегмента обычно разбросаны темные крапинки. Сзади щиток окаймлен темной бурой полосой. «Рог» на переднегруди имеется. Среднеспинка (фиг. 74) с темным рисунком в виде бабочки. Довольно крупные темные пятна располагаются, главным образом, по краю фигуры и в виде ряда из четырех точек посредине (по две по бокам шва). Выше бокового пятна группа из 6—8 недлинных черных щетинок. Щиток покрыт мелкими шипиками. Заднеспинка с бледными округлыми хитиновыми пятнами, в переднем углу которых — по нескольку щетинок. Поперечный ряд щетинок немногочисленный (6—8). Вооружение ног слабое. Шпоры слабо хитинизированы, расположены у дистального конца вертлуга, в середине бедра и у концов голени. «Гребешки» выражены очень слабо и расположены обычно только на бедре. Кроме того, имеются немногочисленные как шиповидные, так и обычные черные щетинки.

Защитные пластинки соответственно на фиг. 73, 75 и 76. Бугры I абдоминального сегмента невелики. Особенно слабо выражен абдоминальный бугор, поверхность которого покрыта мелкими шипиками. На спинном бугре также располагается несколько пар недлинных щетинок. Боковая линия тонкая, заметна со II по VIII сегмент включительно. Абдоминальные щитки маленькие, хорошо выражены. Жабры рудиментарные, присутствуют в виде постсегментальной пары II абдоминального сегмента, едва заметны. Все тело нежное, окраска его светлая. На спинной поверхности VIII сегмента несколько небольших щетинок. Защитная пластинка IX сегмента обычно несколько веерообразной формы. Пара длинных щетинок располагается в центре выпуклого края, вторая пара в углах

пластинки. Между ними одна-две пары более мелких волосков. Задние крючки (фиг. 77) с тремя щетинками позади.

Домик (фиг. 78): длина 15—16 мм, ширина 4—5 мм. По форме похож на домик Thamastes dipterus Hag. и напоминает собой рог, но сложен из более грубого материала; часто, особенно на переднем конце,

Таблица 5. Baicalinella foliata Mart.

67. Наличник, ув. 60. *68.* Жвала молодой личинки, ув. 60. *69.* Жвала личинки перед последней линькой, ув. 60. *70.* Верхняя губа, ув. 60. *71.* Гипостом, ув. 120. *72.* Переднеспинка, ув. 40. *73.* Защитные пластинки первой пары ног, ув. 60. *74.* Среднеспинка, ув. 40. *75.* Защитная пластинка второй пары, ув. 40. *76.* Защитная пластинка третьей пары, ув. 40. *77.* Задний крючок, ув. 120. *78.* Личиночный домик. *79.* Куколочный домик. *80* и *81.* Задний конец куколочного домика, ув. 20

укрепляется мелкими камешками. Заднее отверстие закрыто мембраной с одним большим отверстием в центре. Домик куколки (фиг. 79) значительно короче, так как задняя загнутая часть бывает отломана. Заднее отверстие куколочного домика такое же, как и у домика личинки, но внутрь от него, примерно в 1—2 мм от отверстия наружной мембраны, имеется вторая мембрана, продырявленная отверстиями, наподобие сита (как у Baicalodes ovalis).

Соотношение размеров отверстия и мембраны представлены на схематической фиг. 81 (отверстие изображено внутри мембраны). Переднее отверстие домика также закрыто ситовидной мембраной, которая бывает укреплена снаружи крупными песчинками (фиг. 80).

6) Thamastes dipterus Hag. (табл. 6)

Длина 9—13 мм, ширина 2—3 мм. Голова широко овальная, очень темная.

Наличник (фиг. 82) с толстыми щетинками по переднему краю. На общем коричневом фоне несколько неправильных светлых пятен в задней

части, а в средней части («поясок») темные линии, вытянутые в поперечном направлении, образуют заметную полосатость. Верхняя губа (фиг. 85) довольно темная, сильно закруглена с боков, снабжена дополнительной щетинкой на границе темного поля. Довольно длинная оторочка

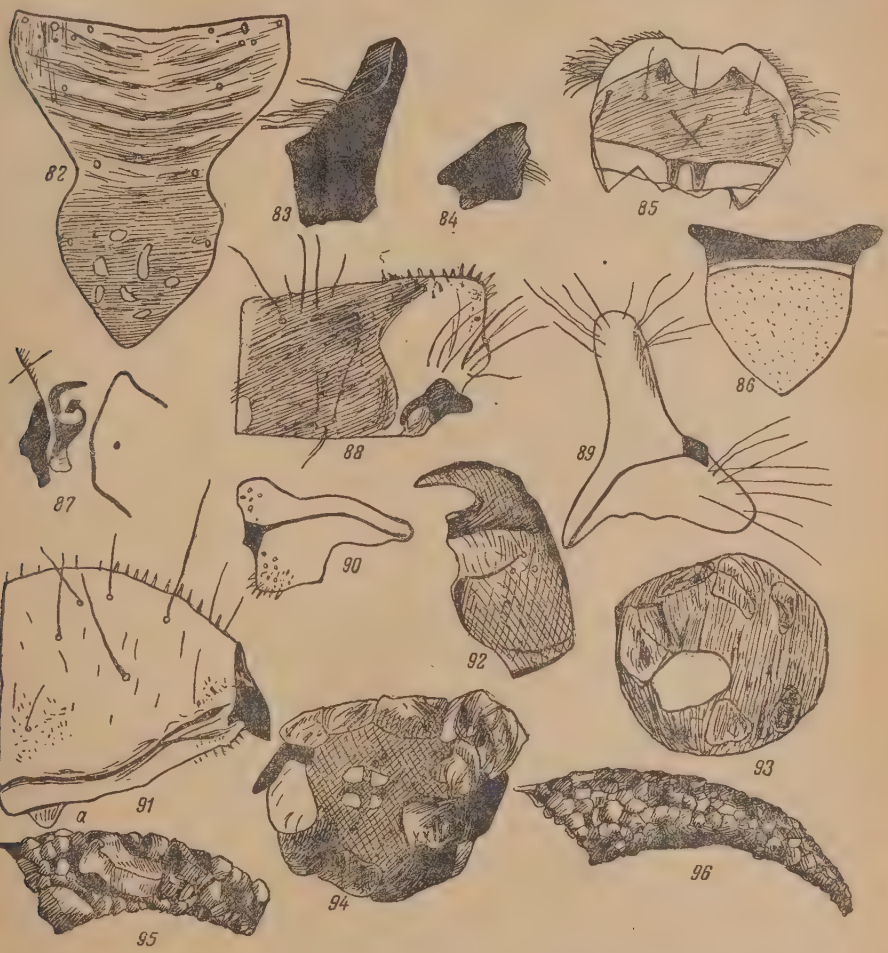


Таблица 6. Thamastes dipterus Hag.

82. Наличник, ув. 60. *83*. Жвала личинки, ув. 60. *84*. Жвала личинки перед последней линькой, ув. 60. *85*. Верхняя губа, ув. 40. *86*. Гипостом, ув. 120. *87*. Защитные пластинки первой пары ног, ув. 40. *88*. Среднеспинка, ув. 40. *89*. Защитная пластинка третьей пары, ув. 40. *90*. Защитная пластинка второй пары, ув. 40. *91*. Переднеспинка, ув. 40. *92*. Задний крючок, ув. 120. *93*. Задний конец личиночного домика, ув. 20. *94*. Задний конец куколочного домика, ув. 20. *95*. Куколочный домик. *96*. Личиночный домик

из волосков на боках, в остальном типичного для данной группы строения. Жвалы (фиг. 83 и 84). Гипостом (фиг. 86) характерный, коричневый, широкий, овально-сердцевидной формы, поясок черный. Поверхность его, как и окружающий хитин, покрыта редкими, крупными шипиками. Окраска различная — от более светлой до темной, в задней узкой части она обычно светлее. Мягкие соединительные части также покрыты длинными шипами. Переднеспинка (фиг. 91) желтая, с бледными пятнами. С переднего края, в виде треугольника, обычно вдается более

светлое поле. Передний край усажен крупными шипами, расположенными в несколько рядов. В центре сегмента эти шипы расположены редко. Несколько щетинок находятся ближе к переднему краю, из них одна более длинная. Довольно много более мелких и светлых щетинок разбросано по всему щитку. Мелкие шипики расположены вокруг бокового черного пятна и около шва. Остальная поверхность щитка свободна от них. «Рог» на переднегруди отсутствует. Среднеспинка (фиг. 88) желтая, большая часть ее площади заполнена коричневым рисунком в виде бабочки, наподобие Baicalodes ovalis и Baicalinella foliata Mart., с неправильными светлыми пятнами. Многочисленные, довольно длинные щетинки расположены группами; первая из 4—5 с каждой стороны шва у переднего края, вторая из 10—12 вокруг бокового пятна и по одной длинной и 3—4 коротких в центре заднего края каждой половины щитка. Заднеспинка снабжена группой из 10—12 щетинок у переднего края сегмента и по одной в центре каждой половины щитка. Боковые хитиновые пятна невелики, неправильной формы, с 7—8 щетинками в переднем углу и крапинкой в нижнем. У более темно окрашенных личинок окраска щитков однородная, темная.

Ноги: первая пара носит слабое вооружение в виде ряда мелких зубчиков на ляжке, двух непарных шпор на вертлуге, одной шпоры приблизительно в середине бедра и пары шпор у конца голени. «Гребешки» почти не выражены, щетинки также немногочисленны. У второй и третьей пары вооружение то же, но «гребешки» расположены на бедре и голени.

Сегменты	Спинные ряды	Брюшные ряды
I	—	—
II	0—1	0—1
III	0—1	0—1

I абдоминальный сегмент с четырьмя уменьшенными буграми. Защитные пластинки изображены соответственно на фиг. 87, 90 и 89. На спинном бугре две группы черных щетинок, на вентральной поверхности продольный ряд их, заходящий на боковые бугры. Боковая линия очень тонка, еле заметна, с III по VII абдоминальный сегмент включительно. Жабры уплощенные, заостренные на конце. Дорзальные более длинные и тонкие, вентральные шире и короче. Абдоминальные щитки со II по VII сегмент включительно. Окраска тела вариирует от светлой к более темной. На спинной поверхности VIII сегмента ряд щетинок по 5—6 с каждой стороны. Защитная пластинка IX сегмента небольшая, с 14—16 щетинками по заднему краю. Задние крючки (фиг. 92) снабжены каждый двумя массивными черными щетинками и широкими защитными пластинками.

Домик (фиг. 95) — 11—15 мм длины, 3—2 мм ширины. Сложен из мелкого, однородного материала с редкими включениями более крупных песчинок. Имеет характерную форму рога — задняя узкая часть загнута и образует с остальной частью трубки угол примерно в 135°. Широкий конец домика часто укреплен мелкими камушками. Заднее отверстие (фиг. 93) обычно затянуто мембраной, укрепленной песчинками, с одним отверстием, часто эксцентричным. Иногда мембрана отсутствует, и отверстие открыто. Задний конец куколочного домика (фиг. 94) обычно с 3—4 отверстиями. Куколочный домик (фиг. 96) отличается от личиночного отсутствием задней загнутой нежилой части.

Ниже мы приводим определительную таблицу для распознавания описанных нами личиночных форм байкальских ручейников.

1 (2) Жабры присутствуют 3
2 (1) Жабры отсутствуют[1] . . . . . Baicalinella foliata Mart.

[1] Имеются лишь рудименты постсегментальных жабр на II абдоминальном сегменте (спинной ряд).

3 (4) Гипостом широкий и короткий. «Рог» на переднегруди отсутствует 5

4 (3) Гипостом вытянут в длину, узкий. «Рог» на переднегруди имеется 7

5 (6) Гипостом темный, сердцевидной формы, в длину не более, чем в ширину . . . . . Thamastes dipterus Hag.

6 (5) Гипостом светлый, яйцевидной формы, в длину более, чем в ширину. Хитин тонкий, прозрачный . . . . . Baicalodes ovalis Mart.

7 (8) Гипостом светлый, сильно вытянут. Длина его около двух раз превышает ширину . . . . . Baicalina spinosa Mart.

8 (7) Гипостом умеренной длины, темный 9

9 (10) Пресегментальные жабры спинного ряда на III абдоминальном сегменте имеются. Среднеспинка с неокрашенной полосой по заднему краю . . . . . Baicalina bellicosa Mart.

10 (9) Пресегментальные жабры спинного ряда на III абдоминальном сегменте отсутствуют. Среднеспинка целиком темная . . . . . Baicalina thamastoides Mart

---

В заключение считаем своим приятным долгом выразить глубокую признательность директору Байкальской лимнологической станции Академии Наук СССР Г. Ю. Верещагину, профессору Пермского государственного университета А. О. Таусон и сотрудникам Академии Наук СССР профессору С. Г. Лепневой и А. Я. Базикаловой за их ценные советы и оказанную ими помощь в преодолении трудностей, встретившихся в данной работе.

ЛИТЕРАТУРА

1. Асс М. Я., Эктопаразиты байкальского тюленя, Тр. Байкальской лимнолог. станции АН СССР, 1935.
2. Верещагин Г. Ю., Два типа биологических комплексов Байкала, Тр. Байкальской лимнолог. станции АН СССР, 1935.
3. Миклашевская Л. Г., Материалы к познанию биологической продуктивности дна Байкала, Тр. Байкальской лимнолог. станции АН СССР, 1935.
4. Martynov A. V., Die Trichopteren Sibiriens und der angrenzenden Gebiete III Teil., Subf. Apataniinae (Fam. Limnophilidae), Ежегодник Зоолог. музея АН СССР, т. XIX, 1914.
5. Martynov A. V., To the knowledge of Baicalinini, a group of endemic baicalian Trichoptera, Доклады АН СССР, 1924.
6. Ulmer, Trichoptera, Süsswasserfauna Deutschlands, 1909.

I. M. BEBUTOVA. BIOLOGIE ET SYSTÉMATIQUE DES LARVES DES TRICHOPTÈRES DU LAC BAÏKAL

Les *Trichoptera* du Baïkal ont été étudiées dans leur stade imaginal par A. Martynov. Nos recherches ont porté sur les larves, leur classification, leur biologie et leur métamorphose. Les espèces examinées sont endémiques pour le Baïkal et n'ont pas été rencontrées dans les bassins environnants.

On ne connaît jusqu'à présent, dans le Baïkal proprement dit, que des représentants de la sous-famille des *Apataniinae Ulm.* Nous avons réussi à observer la métamorphose chez six espèces de la tribu *Baïcalinini Mart.*: *Baïcalina bellicosa Mart.*, *Baïcalina spinosa Mart.*, *Baïcalina thamastoides Mart.*, *Baïcalodes ovalis Mart.*, *Baïcalinella foliata Mart.* et *Thamastes dipterus Hag.*

Les trois premières espèces habitent en masse la zone côtière rocailleuse à une profondeur de 2 à 4 m, *B. ovalis* à une profondeur un peu plus grande et de préférence sur un plus menu gravier. *B. foliata* habite principalement sur le sable. Le nombre des insectes dans le lac est immense. La ponte des

oeufs et l'éclosion des jeunes larves s'accomplit pour l'essentiel en juin — juillet. Le cycle de développement de ces trichoptères ne s'achève qu'en deux années. L'alimentation des larves est végétale, suivant l'âge elles dévorent diverses algues et plantes aquatiques supérieures (tel, par ex., *le Myriophyllum*). A la fin du second été les larves viennent adhérer fixement aux pierres et se retrouvent deux fois dans la coque (donnant de la tête vers le bout caudal et retour),— évidamment pour arranger la membrane postérieure de la coque. La chrysalidation s'accommplit dès le début du printemps. La peau du cocon est abandonnée, apparemment, à la surface de l'eau, après quoi les insectes adultes gagnent à la nage le rivage pour s'y accoupler. Chez *Thamastes dipterus* le commencement de la transformation en imago s'effectue lorsque le Baïkal n'est pas encore libéré de la glace. Denués de leur seconde paire d'ailes ils ne volent pas, mais nagent principalement à la surface de l'eau, ou ils entrent en copulation.

Les larves bâtissent leurs coques de sable et de menus cailloux; seul, le *B. ovalis* y emploie de plus toute sorte de petits objets accessoires, tels que cocons de planaires, petits couvercles de Prosobranchia, diverses coquilles de mollusques, débris ligneux etc. La forme de la coque et le choix des matériaux servent de caractères systématiques d'espèces. Les espèces dont les coques sont pourvues d'un appendice allongé et recourbé, le cassent avant la chrysalidation. L'ouverture postérieure est d'ordinaire recouverte d'une membrane présentant chez les larves le plus souvent un seul orifice; avant la chrysalidation la larve construit une nouvelle membrane, laquelle dans le nombre et la disposition des orifices présente des traits caractéristiques pour les espèces. Les coques des larves en chrysalidation sont fixées aux pierres en plusieurs couches superposées. Les chrysalides des trichoptères sont souvent dévorées par les grosses planaires. Le stade larvaire sert souvent de nourriture aux cottes, tandis que l'imago à sa periode de vol est utilisée par les salmonides. D'assez grosses dimensions, une couverture de petits piquants nettement prononcée ainsi qu'une réduction de la «corne» surmontant le prothorax sont des traits systématiques propres à caractériser certains espèces.

Tableau analytique pour les larves

1 (2) Branchies existent 3
2 (1) Branchies manquent[1] . . . . . *Baïcalinella foliata Mart.*
3 (4) Hypostomum large et court. «Corné» sur prothorax manque 5
4 (3) Hypostomum (allongé) étendu en longueur, étroit. «Corné» sur prothorax existe 7
5 (6) Hypostomum foncé, de forme en coeur, pas plus long que large.
Thamastes dipterus Hag.

6 (5) Hypostomum clair, de forme ovoïde, plus long que large, Chitine mince, transparente . . . . . *Baïcalodes ovalis Mart.*
7 (8) Hypostomum clair, fort allongé. Longueur plus que double de la largeur.
Baïcalina spinosa Mart.

8 (7) Hypostomum de longueur moderée, foncé 9
9 (10) Branchies présegmentales de rangée spinale sur III-ème segment abdominal existent . . . . . *Baïcalina bellicosa Mart.*
10 (9) Branchies présegmentales de rangée spinale sur III-ème segment abdominal absentes . . . . . —
Baïcalina thamastoïdes Mart.

[1] Existent seuls rudiments des branchies postsegmentales sur II-me segment abdominal (rangée spinale).

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1, 1941 Classe des sciences biologiques

Б. И. ГАРБЕР

ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ EPISCHURA BAIKALENSIS SARS

Введение

Род Epischura, объединяемый сейчас, вместе с родом Heterocope и некоторыми другими родами Calanoida в семейство Temoridae, (Marsh, 1933), был впервые описан в 1882 г. Forbes для великих северо-американских озер. Вид, найденный им, был назван Epischura lacustris. Вскоре после этого Lilljeborg описал два новых вида: Epischura nevadensis (встречается на Аляске и в Калифорнии) и Epischura nordenskjöldi (Нью-Фаундленд и Северная Каролина). Кроме того, для Северной же Америки были описаны еще два вида — E. fluviatilis и E. messachusettsensis, существование которых, однако, Marsh (1933) считает сомнительным[1]. Таким образом, род Epischura считался чисто северо-американским родом, как бы заменяющим род Heterocope, живущий в Старом Свете.

Затем G. O. Sars (1900) по материалам Зоологического музея Академии Наук описал новый вид этого рода из Байкала, названный им Epischura baikalensis. В 1928 г. В. Рылов описал из озера Ханка второй в Азии вид — Epischura chankensis. Таким образом, в пределах СССР встречается только два вида: Epischura baikalensis и Epischura chankensis, но малая исследованность водоемов восточных районов Союза, однако, позволяет предполагать, что эти данные еще далеко не окончательны[2].

Во всяком случае, имеющиеся в настоящее время факты по распространению рода Epischura (фиг. 1) свидетельствуют о разорванности ареала его обитания, и весьма вероятно, что этот род был широко распространен в пресных водах северного полушария прошлых геологических эпох.

Одним из необходимых условий разрешения этого вопроса является выяснение генетического родства как внутри рода (между видами), так и между родом Epischura и другими представителями Calanoida. В свою очередь, эта проблема, как и всякая эволюционная проблема, может решаться на основе данных как палеонтологии и сравнительной анатомии, так и онтогенеза.

Палеонтология почти не знает ископаемых остатков Copepoda[3].

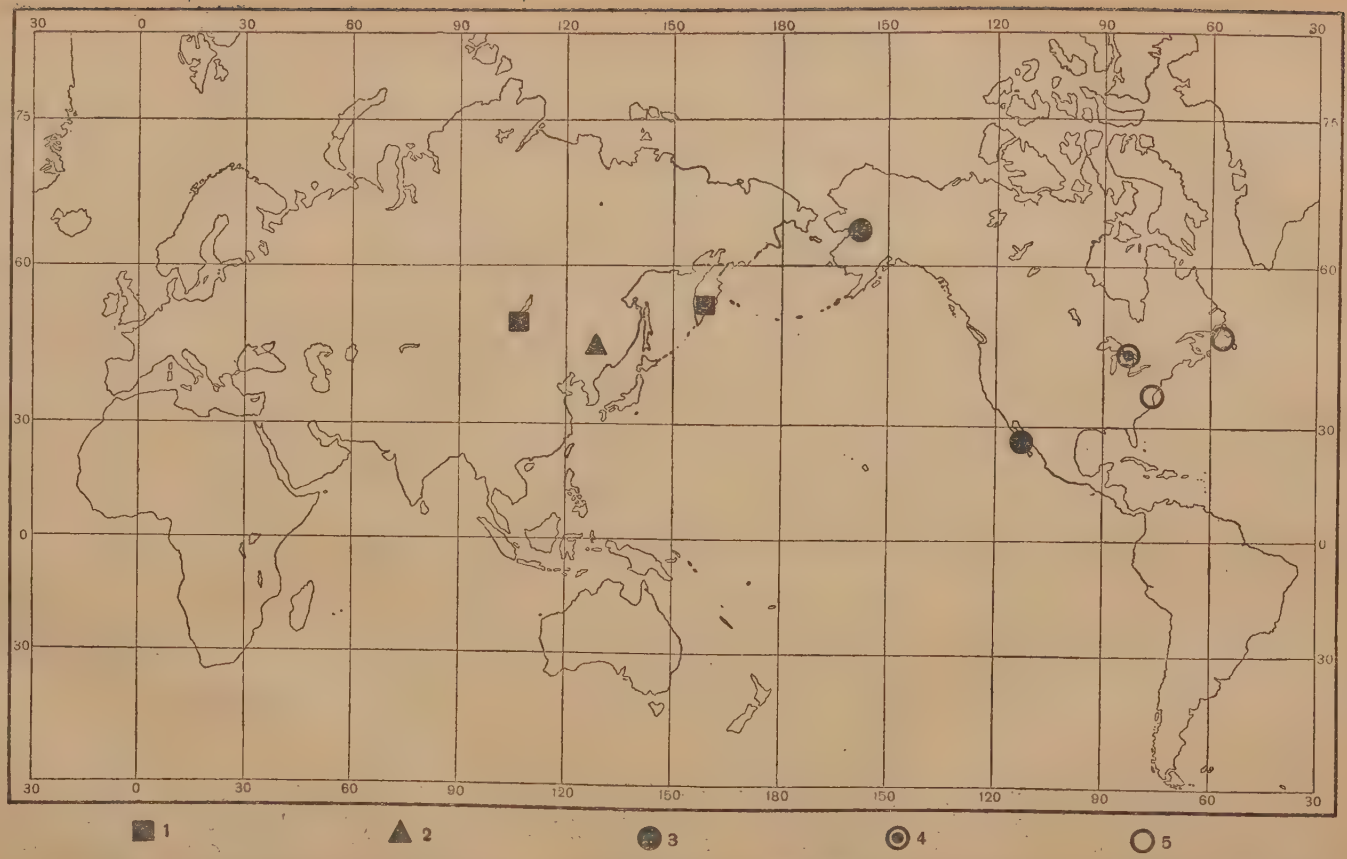
Тем больший интерес приобретает изучение индивидуального развития этих животных для решения вопросов филогении.

---

[1] Оба вида, после описавших их авторов, никем более не были найдены.

[2] Когда эта статья была уже написана, мне стало известно, что С. Смирнов (1936) обнаружил Ep. baikalensis в оз. Кроноцком на Камчатке.

[3] Циттель (1934) по этому поводу пишет: «За исключением Copepoda, все отряды Entomostraca известны в ископаемом состоянии уже начиная с кембрия. Недавно (1914) Handlirsch описал пресноводную или солоноватоводную форму Euthycarcinus Handl. из верхнего пестрого песчаника Саарбрюкена, которую рассматривает как относящуюся к Copepoda (Archicopepoda)», стр. 883.



Фиг. 1. Карта распространения рода Epischura Forb. *1*— Epischura baikalensis (оз. Байкал, оз. Кроноцкое); *2*— E. chankensis (оз. Ханка); *3*— E. nevadensis (Аляска, Калифорния); *4*— E. lacustris (Великие сев.-американские озера); *5*— E. nordenskjöldi (Нью-Фаундленд, Сев. Каролина)

Знание морфологии копеподитных стадий Epischura baikalensis имеет большое значение также и для изучения биологии и экологии этого вида, да и вообще в изучении Байкала, ввиду той руководящей роли, которую играет этот рачок в байкальском зоопланктоне[1].

Наряду с диатомовыми Melosira baikalensis и Cyclotella baikalensis Epischura baikalensis является постоянным обитателем пелагиали Байкала, встречаясь в больших количествах на всем его огромном протяжении — от Култука до Н. Ангарска и от Малого Моря до Баргузинского залива.

По всей вероятности, Epischura baikalensis встречается в Байкале также до самых больших глубин. По крайней мере, при наблюдениях, производившихся мною по поручению Байкальской лимнологической станции Академии Наук СССР в 1935 г. над глубоководным планктоном Байкала, мною были найдены отдельные экземпляры этого вида в ловах сетью Нансена от 1400 до 1200 м.

Все это заставляет признать за Epischura baikalensis огромную роль как в биомассе, так и во всей экономике этого замечательного водоема. Если не считать работы Захваткина (1932) по миграциям байкальского зоопланктона, биология Epischura baikalensis до сих пор не изучалась.

К сожалению, такое же отсутствие данных по биологии мы должны констатировать для значительной части водных беспозвоночных вообще. В частности, для Copepoda недостаток биологических знаний можно отчасти объяснить отсутствием данных по морфологии личиночных стадий, и отсюда невозможностью определить вид, а иногда даже род молодого организма. Это зачастую приводит к тому, что имеющиеся сведения по биологии и экологии Copepoda относятся, главным образом, к половозрелым особям. Такого рода сведения неудовлетворительны по двум причинам.

Во-первых, биология и экология молодых организмов часто резко отлична от биологии и экологии взрослых особей. Не говоря уже о способе восприятия и составе пищи, отметим хотя бы различие в поведении при вертикальных миграциях.

Во-вторых, бóльшую часть своей жизни особи проводят в неполовозрелом состоянии, и, следовательно, основную роль в биомассе вида играет молодь.

Отсюда совершенно ясна необходимость и исключительная важность всестороннего изучения возрастных стадий Copepoda.

В работах, хотя бы частично затрагивающих биологию и экологию молоди Copepoda, таковые до последнего времени объединялись в две больших группы — науплии и копеподитные (диаптомитные) стадии. Такое положение также не может считаться удовлетворительным, так как науплиальный и копеподитный периоды развития содержат в себе каждый еще целый ряд стадий, отделенных друг от друга линьками и значительными морфологическими отличиями.

Все это за последнее время вызвало быстро возрастающий интерес к изучению постэмбрионального развития Copepoda.

Мы уже знаем ряд интересных работ в этом направлении. За границей в последние годы появились работы по развитию морских Copepoda — Гиббонс (Gibbons, 1933); Герней (Gurney, 1934); Никольс (Nicholls, 1934) и другие. Из советских работ можно указать для пресных вод на работу Боруцкого (1925) по личинкам Harpacticoida Косинских озер, для морей же отметим работы Яшнова (1927), в которых имеются данные по морфологии и распространению копеподитных стадий Calanus finmarchicus в Карском море, Богорова (1932) по Metridia longa и Потемкиной (1940) по развитию некоторых черноморских Copepoda.

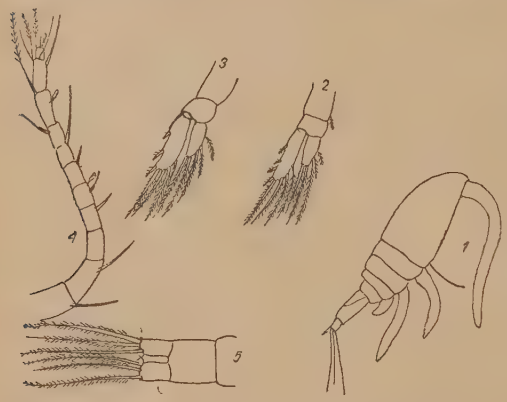
[1] Существуют лишь две работы, касающиеся метаморфоза у Epischura, а именно: Марш (1906), в которой описываются изменения в процессе метаморфоза абдомена и ног V пары самцов E. lacustris, и Рылова (1928), в которой приводятся небольшие данные о ногах V пары молодых самцов E. chankensis.

В связи с подготовкой к работе по глубоководному планктону Байкала зимой 1934/35 гг., по инициативе проф. В. А. Яшнова и под его руководством, мною было произведено специальное изучение копеподитных стадий Epischura baikalensis.

Материалом для работы послужили пробы планктона, собранные Байкальской лимнологической станцией Академии Наук СССР в 1929 г. в районе Маритуя, предоставленные для этой цели директором станции Верещагиным, за что пользуюсь случаем принести ему искреннюю благодарность.

Основная часть организмов была взята из пробы, собранной в районе Маритуя 1 августа 1929 г. в 8 ч. 40 м. в слое от 25 м до поверхности. Зарисовки производились рисовальным аппаратом под микроскопом Рейхерта.

При описании копеподитных стадий просматривались и зарисовывались только наиболее сильно вариирующие элементы морфологии, а именно: форма и сегментация тела, строение первой антенны, строение 1-й, 2-й, 3-й, 4-й и 5-й плавательных ног и, наконец, форма и сегментация абдомена; кроме того, определялась длина всего организма (без фуркальных нитей).



Фиг. 2. Первая стадия. *1*. Общий вид. *2*. 1-я плавательная нога, *3*. 2-я плавательная нога. *4*. Антенна I. *5*. Абдомен

Epischura baikalensis, как и другие Calanoida, имеют шесть копеподитных стадий, из которых шестая — половозрелая. К описанию отдельных стадий мы и переходим.

I стадия (фиг. 2)

Длина тела — 0,57 мм. Передний отдел тела ясно четырехчленистый, первая антенна состоит из одиннадцати члеников, абдомен двучленистый.

Первая плавательная нога: базиподит I на нижнем внутреннем углу несет оперенную щетинку; экзоподит одночленистый, по наружному краю несет четыре коротких шипа, а по внутреннему — четыре длинных оперенных щетинки, последняя из которых отличается от остальных своей массивностью и саблевидной формой; эндоподит одночленистый, несколько больше половины длины экзоподита и несет по внешнему краю пять оперенных щетинок.

Вторая плавательная нога: базиподит I оперенной щетинки не имеет, экзоподит одночленистый и, в отличие от первой ноги, вооружен по внешнему краю только тремя короткими шипами.

Третья плавательная нога зачаточная.

II стадия (фиг. 3)

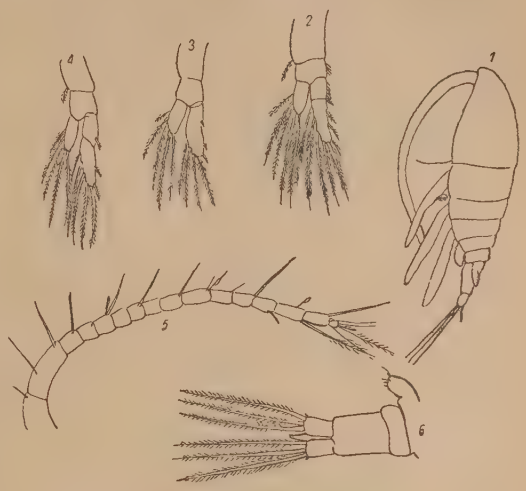
Длина — 0,60 мм. Передний отдел тела ясно пятичленистый; первая антенна состоит из шестнадцати члеников; абдомен двучленистый.

Первая плавательная нога: базиподит I несет на внутреннем нижнем углу оперенную щетинку; базиподит II несет ряд волосков по внешнему краю; экзоподит двучленистый и по внешнему краю несет ряд волосков, доходящих до середины его, на внутренней стороне, в отличие от первой стадии, имеет пять оперенных щетинок; эндоподит не достигает половины длины экзоподита.

Вторая плавательная нога: базиподит I несет на нижнем внутреннем углу оперенную щетинку; экзоподит двучленистый, по внешнему краю вооружен тремя короткими шипами, а по внутреннему — пятью оперенными щетинками; эндоподит не доходит до половины длины экзоподита.

Третья плавательная нога: базиподит I оперенной щетинки не имеет; экзоподит одночленистый, по наружному краю несет три коротких шипа, по внутреннему — четыре оперенных щетинки.

Четвертая плавательная нога зачаточная.



Фиг. 3. Вторая стадия. *1.* Общий вид. *2.* 1-я плавательная нога. *3.* 2-я плавательная нога. *4.* 3-я плавательная нога. *5.* Антенна I. *6.* Абдомен и зачаточная четвертая нога

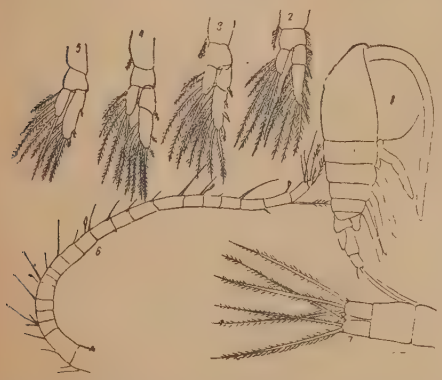
III стадия (фиг. 4)

Длина — 0,76 мм. Передний отдел тела ясно шестичленистый; первая антенна имеет двадцать два членика (граница между шестым и седьмым неясная); абдомен двучленистый.

Первая плавательная нога: экзоподит двучленистый и по внутренней стороне несет шесть оперенных щетинок, остальное так же, как у второй стадии.

Вторая плавательная нога: экзоподит двучленистый и по внутренней стороне несет семь оперенных щетинок.

Третья плавательная нога: базиподит I вооружен на нижнем внутреннем углу оперенной щетинкой, экзоподит двучленистый и по внутренней стороне несет пять оперенных щетинок; эндоподит равен или меньше половины длины экзоподита.



Фиг. 4. Третья стадия. *1.* Общий вид. *2.* 1-я плавательная нога. *3.* 2-я плавательная нога. *4.* 3-я плавательная нога. *5.* 4-я плавательная нога. *6.* Антенна 1. *7.* Абдомен

Четвертая плавательная нога: базиподит I не имеет оперенной щетинки; эндоподит больше половины длины экзоподита и на внутренней стороне имеет пять оперенных щетинок; экзоподит одночленистый, на внешней стороне имеет три коротких шипа и на внутренней четыре оперенных щетинки.

Пятая плавательная нога зачаточная.

IV стадия

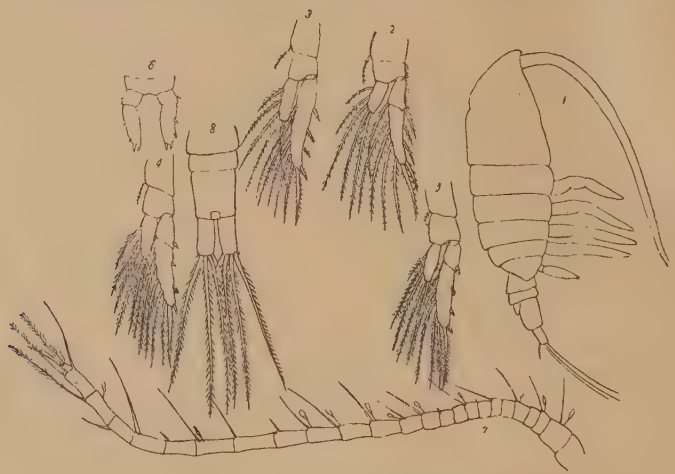
Передний отдел тела ясно шестичленистый; первая антенна имеет двадцать пять члеников; абдомен трехчленистый. Самки и самцы различимы как по размерам, так и морфологически, в особенности по строению пятой пары ног.

Самка (фиг. 5) — длина 0,96 мм. Обе первых антенны одинакового строения.

Первая плавательная нога, кроме размеров, ничем не отличается от первой плавательной ноги третьей стадии.

Вторая и третья плавательные ноги: базиподит I на нижнем внутреннем углу несет оперенную щетинку; экзоподит двучленистый, на наружной стороне вооружен четырьмя короткими шипами, а на внутренней семью оперенными щетинками; эндоподит короче половины длины экзоподита и по наружной стороне вооружен пятью оперенными щетинками.

Четвертая плавательная нога отличается от двух предыдущих тем, что экзоподит по внутренней стороне вооружен только шестью оперенными щетинками.



Фиг. 5. Четвертая стадия ♀. *1*. Общий вид. *2*. 1-я плавательная нога. *3*. 2-я плавательная нога. *4*. 3-я плавательная нога. *5*. 4-я плавательная нога. *6*. 5-я пара плавательных ног. *7*. Антенна I. *8*. Абдомен

Пятая плавательная нога резко отличается от предыдущих как по длине (едва достигает нижнего конца базиподита II четвертой ноги), так и по форме; базиподиты I обеих ног слиты в общую широкую и короткую пластинку; базиподит II очень короток, сужен к концу и на внешнем краю, несколько ниже середины, несет короткую неоперенную щетинку; экзоподит одночленистый, по внешнему краю вооружен двумя короткими шипиками и оканчивается двумя зубцами. Последние иногда бывают отчленены и образуют шипы, подобные вооружающим внешний край; эндоподита нет.

Самец (фиг. 6) — длина 0,85 мм; правая первая антенна несет на седьмом от апикального конца членике, на передней его части, массивный шип, по длине равный шестому и пятому члеником, вместе взятым.

Первая, вторая, третья и четвертая плавательные ноги такие же, как у самки.

Пятая пара плавательных ног относительно несколько длиннее, чем у ♀, и базиподит I и базиподит II, как у ♀; шипики на экзоподите тоньше и короче, чем у ♀; экзоподит правой ноги несколько короче левой и слегка загнут внутрь; эндоподит правой ноги в 2—$2^1/_2$ раза короче, чем у левой.

V стадия

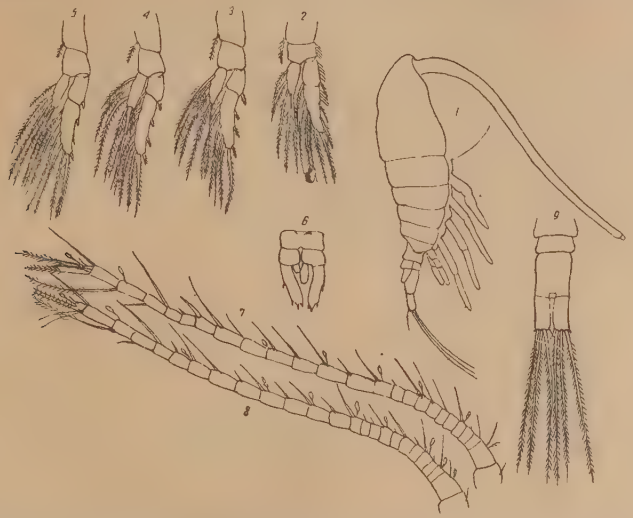
Передний отдел тела ясно шестичленистый; первая антенна имеет двадцать пять члеников, и самки отличаются от самцов еще более, чем в предыдущей стадии.

Самка (фиг. 7) пятой стадии отличается от ♀ четвертой стадии, кроме размеров (1,21 мм), только морфологией плавательных ног.

Первая плавательная нога в отличие от четвертой стадии имеет трехчленистый экзоподит, который по внутреннему краю несет шесть оперенных щетинок.

Вторая, третья и четвертая плавательные ноги, в отличие от четвертой стадии, имеют трехчленистые экзоподиты, которые несут по внутреннему краю по семи оперенных щетинок.

Пятая пара плавательных ног в отличие от четвертой стадии имеет двучленистый экзоподит и по внешнему краю вооружена короткими шипиками.



Фиг. 6. Четвертая стадия ♂. *1.* Общий вид. *2.* 1-я плавательная нога. *3.* 2-я плавательная нога. *4.* 3-я плавательная нога. *5.* 4-я плавательная нога. *6.* 5-я пара плавательных ног. *7.* Правая антенна I. *8.* Левая антенна I. *9.* Абдомен

Абдомен имеет только три ясно различимых членика, но было замечено у большого числа экземпляров как бы намечающееся деление длинного третьего членика пополам. У четвертой стадии нами ничего подобного не замечалось.

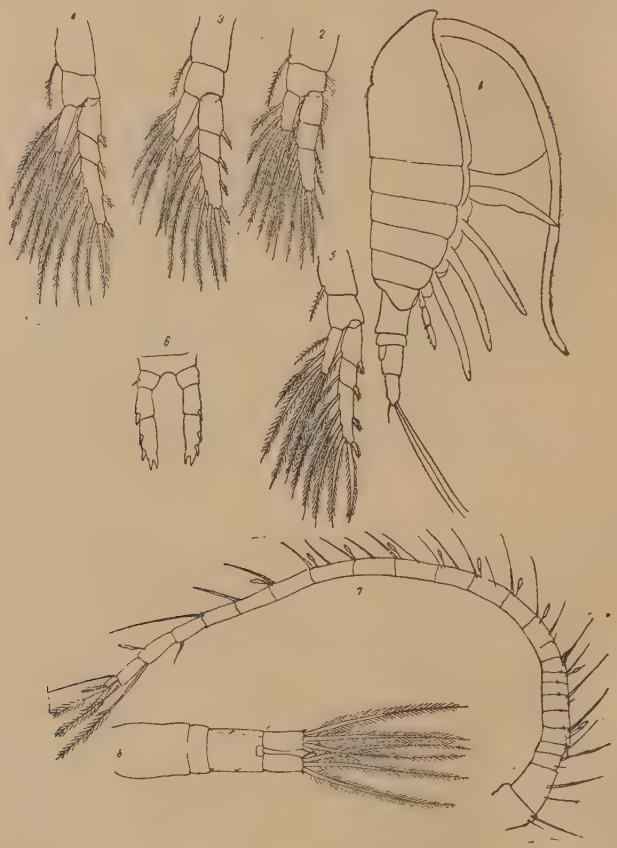
Самец (фиг. 8) — длина 1,00 мм; на правой первой антенне границы между пятым и шестым, шестым и седьмым (считая от апикального конца) члениками плохо заметны. Строение первой, второй, третьей и четвертой плавательных ног то же, что и у самки.

Пятая пара плавательных ног относительно значительно длиннее, чем у ♀. В пластинке, образуемой сросшимися базиподитами I, намечается асимметрия, образуемая укорочением правого базиподита I. Базиподит II правой также короче базиподита II левой; экзоподиты двучленистые, по внешнему краю вооружены тремя очень маленькими шипиками и на конце имеют только один заметный шипик. Экзоподит правой ноги короче и значительно тоньше экзоподита левой. Последний членик экзоподита левой ноги на конце несколько утолщен; эндоподит правой ноги совершенно слит с базиподитом II, образуя короткий (доходит только до начала экзоподита) отросток последнего, отходящий от верхнего внутреннего угла его. Эндоподит левой ноги очень длинный (равен или даже длиннее экзоподита) и тонкий. В месте прикрепления эндоподита (внутренний верхний угол) базиподит II образует небольшой вырост, от которого и отходит экзоподит. Абдомен ясно четырехчленистый.

VI стадия (половозрелая) (фиг. 9)

Не считая нужным давать описания половозрелых особей Epischura baikalensis, мы ограничимся лишь некоторыми замечаниями, дополняющими исследования Сарса (G. O. Sars, 1900), Рылова (1930).

1. В противоположность характеристике, данной всему роду Epischura В. М. Рыловым (1930), — «самки не вынашивают яйцевого мешка», нами неоднократно встречались половозрелые самки с яйцевыми мешками, наполненными яйцами (от 8 до 12 в каждом). Яснитский (1930) отмечает также наличие в планктоне самок с яйцевыми мешками.

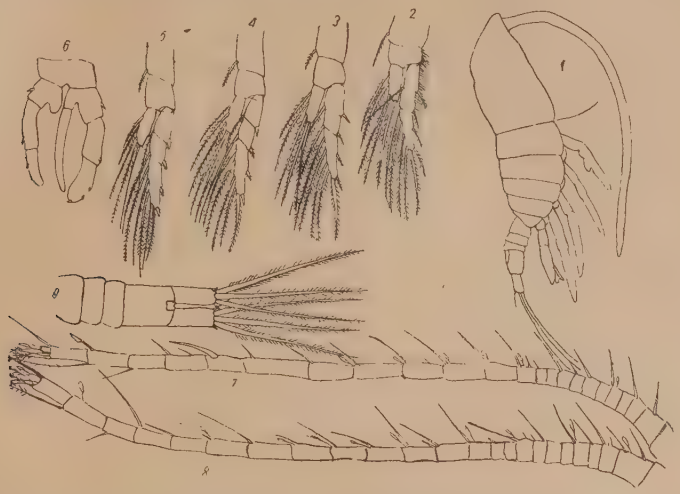


Фиг. 7. Пятая стадия ♀. *1*. Общий вид. *2*. 1-я плавательная нога. *3*. 2-я плавательная нога. *4*. 3-я плавательная нога. *5*. 4-я плавательная нога. *6*. 5-я пара плавательных ног. *7*. Антенна I. *8*. Абдомен

2. Выступ (фиг. 9, *5* и *6*) на нижней стороне последнего членика абдомена половозрелого ♂ на конце снабжен пятью короткими острыми зубцами, неодинаковыми по величине и слегка загнутыми.

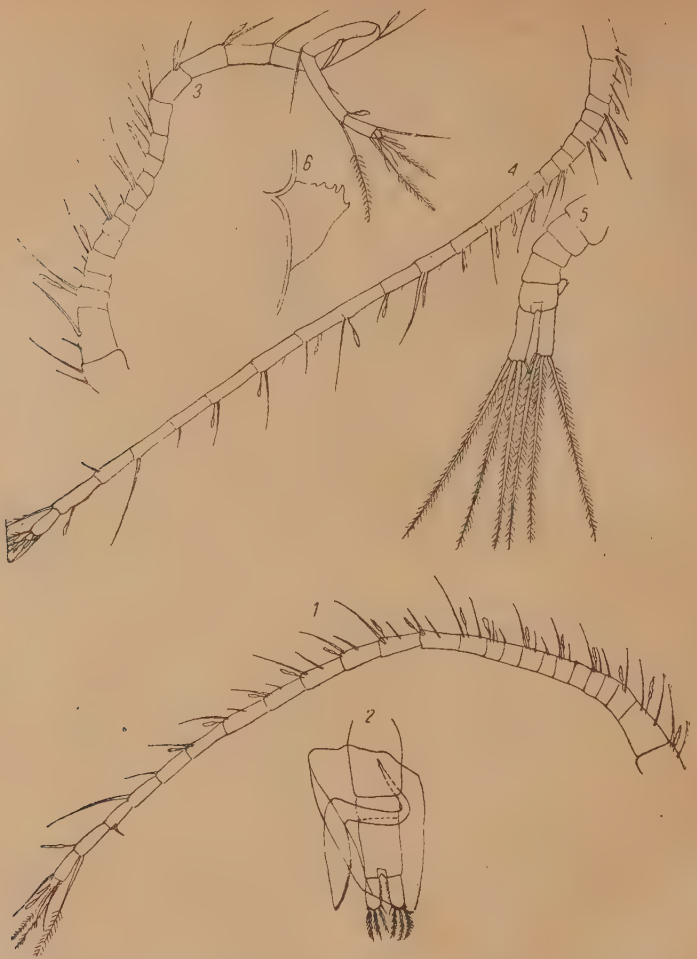
3. У ♀ шестой стадии оперение обеих первых антенн одинаково: первые 19 члеников (считая от проксимального конца), как правило, вооружены тремя выростами каждый: а) короткая голая щетинка на середине членика; б) на переднем конце длинная голая щетинка; в) сензорный шип. Однако нередки исключения из этого правила, выражающиеся в отсутствии тех или иных выростов.

20-й членик несет на переднем конце одну короткую голую щетинку.
21-й членик имеет на том же месте длинную голую щетинку.
На 22-м членике голая короткая щетинка расположена на переднем конце и с нижней стороны его, тогда как все предыдущие членики имеют оперение только по верхнему краю.



Фиг. 8. Пятая стадия ♂ *1*. Общий вид. *2*. 1-я плавательная нога. *3*. 2-я плавательная нога. *4*. 3-я плавательная нога. *5*. 4-я плавательная нога. *6*. 5-я пара плавательных ног. *7*. Правая антенна I. *8*. Левая антенна I. *9*. Абдомен

23-й членик на переднем конце имеет сверху сензорный вырост, снизу очень длинную оперенную щетинку.
24-й членик на переднем конце несет сверху длинную голую щетинку, снизу две оперенных средних щетинки и по бокам две тонких изогнутых щетинки.
25-й членик очень короткий и на округлом апикальном конце несет сензорный вырост и короткую щетинку, у ♂ шестой стадии левая первая антенна оперена так же, как у ♀; на правой генекулирующей антенне вследствие слияния 5-го, 6-го и 7-го члеников общее число щетинок и сензорных выростов соответственно уменьшается.
При описании копеподитных стадий Epischura baikalensis нам удалось проследить путь развития некоторых частей тела этого ракообразного. Во избежание повторений, мы здесь остановимся только на трех моментах, не нашедших себе отражения в предыдущих главах.
1. Первые семь члеников обеих первых антенн (считая от апикального конца) на протяжении всех стадий для ♀ и первых трех стадий для ♂ не изменяются, и увеличение числа члеников первой антенны происходит, видимо, за счет деления остальных члеников.
2. Отличия в строении правой антенны I ♂ начинаются с появления мощного зубца на 7-м членике (от апикального конца) и укорочения рядом лежащих 6-го и 5-го члеников на IV стадии, на V стадии границы между 5-м и 6-м, 6-м и 7-м члениками почти исчезают. У половозрелых самцов эти три членика совершенно сливаются в один и несут на себе мощный зубец. Частично сливаются также 3-й и 4-й членики.
3. Короткие шипики на наружных нижних углах каудальных ветвей абдомена наблюдаются у всех стадий и исчезают только у половозрелых самцов (фиг. 9, *5*).



Фиг. 9. Шестая стадия ♀ и ♂ *1*. Антенна I ♀. *2*. Абдомен ♀. *3*. Правая антенна I ♂. *4*. Левая антенна I ♂. *5*. Абдомен ♂. *6*. Выступ с зубцами на 5-м членике абдомена ♂

В заключение необходимо отметить, что практическая ценность данного исследования станет еще значительнее, если будет произведено описание также и науплиальных стадий развития Epischura baikalensis.

Выводы

Изучение индивидуального развития Copepoda важно как с теоретической стороны — для разрешения вопросов эволюционного порядка, так и для более детального изучения биологии и экологии того или иного вида. Epischura baikalensis Sars, как и другие Calanoida, имеет шесть копеподитных стадий, причем заметные различия между полами начинаются с IV стадии.

Основные возрастные и половые различия сводятся к признакам, подробно описанным в тексте работы и изображенным на фиг. 2—9.

Байкальская лимнологическая станция
Академии Наук СССР

Поступило 1.XII.1939

ЛИТЕРАТУРА

1. Богоров В. Г., Материалы по биологии *Copepoda* Баренцова и Белого морей, Бюлл. Госуд. океаногр. ин-та, 4, 1932.
2. Боруцкий Е. В., Личинки пресноводных *Harpacticoida*, *Copepoda*, Тр. Косинской биолог. станции, 3, М., 1925.
3. Захваткин А. А., К познанию суточных вертикальных миграций Байкальского зоопланктона, Тр. Байкальск. лимнолог. станции Акад. Наук. СССР, II, 1932.
3а. Потемкина Д. А., Возрастные стадии некоторых Copepoda Черного моря, Зоол. журн., XIX, 1904.
4. Рылов В. М., Пресноводные *Calanoida* СССР. Определители организмов пресных вод СССР, I, 1930.
5. Смирнов С. С., *Epischura baikalensis* G. O. Sars на Камчатке (*Crustacea*, *Copepoda*), Тр. ЗИН, III, 1936.
6. Циттель К., Основы палеонтологии, ч. I. Беспозвоночные, Горгеонефтеиздат, 1934.
7. Яснитский В. Н., Результаты наблюдений над планктоном Байкала в районе биолог. станции за 1926—28 гг. Изв. Биолого-географич. н.-иссл. ин-та при Ирк. гос. ун-те, IV, 3—4, 1930.
8. Яшнов В. А., Зоопланктон Карского моря, Тр. Плавучего морского научного ин-та, II, 2, М., 1927.
9. Gibbons S., A study of the biology of *Calanus finmarchicus* in the north-western North Sea, Fish Board for Scotland, Scient. Investig., № 1, 1933.
10. Gurney R., The development of *Rhincalanus*, Discovery Report, v. 9, 1934.
11. Johansen H., Der Baikalsee, Mitt. Geogr. Ges., XVIII, München, 1925.
12. Marsh C. D., On some points in the structure of the larva of *Epischura lacustris Forbes*, Trans. Wisc. Acad. Sci etc., XII, 544—549, 1900.
13. Marsh C. D., Sinopsis of the *Calanoida Crustaceans* exclusive of the *Diaptomidae* found in fresh and brackish waters, chiefly of North America, Proc. U. S. Nat. Mus, 82, 1933.
14. Nicholls A. G., The developmental stages of *Euchaeta norvegica* Boeck, Proc. R. Soc., Edinburgh, v. 54, 1934.
15. Rylov W. M., Uber eine neue Epischura — Art aus dem fernen Osten (*Epischura chankensis* sp. nov., Copepoda, Calanoida), Zool. Anz., LXXVII, 125—137, 1928.
16. Sars G. O., On *Epischura baikalensis*, a new Calanoid from Baikal Lake, Ежегодник Зоол. муз. Акад. Наук., V, 1900.

B. I. GARBER. POSTEMBRYONAL DEVELOPMENT OF THE *EPISCHURA BAIKALENSIS*

SUMMARY

A detailed description of morphology and drawings of copepodite stages of the *Epischura baikalensis* (fig. 2—9) are given in the present paper.

Epischura baikalensis Sars, as the others *Calanoida*, has six copepodite stages, and visible differences between sexes occur at IV-th stage.

A study of the development of *Copepoda* is of importance from two points of view: from the theoretical one — as a means of solving some evolutionary questions; and from the practical one — as leading to the end of a more detailed investigation of biology and ecology of different species of this group, which plays an important rôle as a factor of productivity of water bodies.

A description of *Epischura baikalensis* will throw light on the causes of a very peculiar geographic distribution of the genus *Epischura* (see the map, fig. 1). It is furthermore important because the species in question is a leading zooplankton form of such an exceptional water body, as the Baikal.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1, 1941 Classe des sciences biologiques

Г. В. САМОХВАЛОВА

ВЛИЯНИЕ СОЛНЕЧНОГО СВЕТА НА РОСТ И РАЗМНОЖАЕМОСТЬ ГАМБУЗИИ (GAMBUSIA AFF. HOLBROOKII)

1. Введение

Гамбузия — маленькая живородящая рыба из группы зубастых карпов относится к семейству пецилиид (Poeciliidae). Благодаря своей способности поедать личинок комаров и неприхотливости, присущих некоторым подвидам гамбузии (Gambusia aff. afinis и Gambusia aff. holbrookii), эта рыбка имеет большое практическое значение и пользуется огромным успехом в борьбе с малярией.

Завезенная к нам из Италии в 1924 г. доктором Рухадзе, гамбузия прекрасно акклиматизировалась на Кавказе, в некоторых областях Средней Азии (Туркмения, Узбекистан, Таджикистан, Ю. Казахстан), на юге Украины (Одесса) и с каждым годом завоевывает все новые и новые территории.

Для решения вопроса о возможности продвижения гамбузии в более северные широты необходимо детальное изучение биологии этого объекта как в местах его естественного распространения, так и в различных районах, в которых происходила и происходит его акклиматизация.

Существующая литература по гамбузии довольно обширна, но касается, главным образом, вопросов происхождения, систематики, географического распространения, условий транспортировки, анатомии и в небольшом объеме посвящена биологическим наблюдениям. [Каландадзе и Мчедлидзе, Линдберг, Рухадзе, Сперанский, Ениколопов, Прендель, Загоровский и Футран, Кунтц, Хильдебранд, Сил (Kuntz, Hildebrand, Seal) и ряд других исследователей]. Серьезной же экспериментальной работы с гамбузией еще не проводилось.

Но для изучения биологии гамбузии, как и любого другого объекта, необходимо, помимо наблюдений в полевых условиях, проведение и экспериментальной работы как в полевых, так и в лабораторных условиях, которая позволила бы сделать правильный вывод о роли и значимости того или иного фактора внешней среды для роста, размножаемости и других биологических свойств изучаемого объекта. Настоящая работа проводилась в лаборатории генетики Московского государственного университета совместно с Тропическим институтом.

В своей работе с гамбузией мы столкнулись с фактом недоразвития гамбузии в аквариальных условиях и понижением ее размножаемости наряду с ее относительно хорошим ростом и плодовитостью в естественных водоемах.

Этим вопросам роста и размножения гамбузии и некоторым факторам, влияющим на эти процессы, и посвящено настоящее сообщение.

2. Материал и метод

Материалом для настоящей работы послужила гамбузия, полученная нами из Кизляра и Сухуми в 1934—1935 гг. и из Армавира в 1936 г. В опытах по росту и размножаемости находилось 200 самок и 100 самцов взрослой гамбузии и 800 мальков, родившихся и выросших в аквариальных условиях.

Изучение строения гоноподия у привезенных самцов и у самцов гамбузии, родившихся в аквариумах, показало, что, согласно данным Линдберга (1934) и Регана (Regan, 1913), мы имеем дело, видимо, с подвидом гамбузии хольбруки (Gambusia aff. holbrookii).

Нами изучались рост и размножаемость гамбузии как в аквариумах в лаборатории, так и в полевых условиях на биостанции МГУ в окрестностях Звенигорода (Звенигородская станция) в естественных прудках и копаных ямах. Кроме того, была поставлена специальная серия опытов в 1936 г. в оранжереях Московского ботанического сада и летом 1938 г. на открытой площадке крыши Ботанического института в аквариумах, находящихся под непосредственным влиянием прямого солнечного света.

Изучение роста гамбузии проводилось нами как путем изучения длины рыб, так и путем их взвешивания. Измерение проводилось двумя способами: более мелкая рыба измерялась в стеклянном сосуде с небольшим количеством воды, который ставился на миллиметровую бумагу, рыба при этом измерялась сверху от кончика морды до конца хвостового плавника. Этим способом нами проводилось измерение мальков. Более крупная рыба измерялась на дне стеклянного кристаллизатора, без воды, который также ставился на миллиметровую бумагу; в этом случае рыба измерялась при боковом положении.

Взвешивание гамбузии производилось на химических весах. Предварительно взвешивался небольшой сосуд с водой, затем рыба осушивалась на марле и опускалась в этот сосуд. Нужно сказать, что взвешивание по указанному способу можно производить только со взрослой рыбой, мальки и мелкая рыба сильно страдают при осушивании. Для получения кривых по скорости роста нами проводилась обработка материала по формуле Шмальгаузена:

$$C_v = \frac{\log v_2 - \log v_1}{(t_2 - t_1)\,0{,}4343},$$

где C_v — удельная скорость роста, т. е. приращение единицы живой массы в единицу времени, а v_1 и v_2 — первоначальный и конечный вес или размеры.

В некоторых случаях прирост для взрослых гамбузий и мальков мы выражали в процентах по формуле Броди:

$$R = \frac{v_2 - v_2}{{}^1/_2\,(v_1 + v_2)} \cdot 100,$$

в которой прирост вычисляется, исходя из отношения общего прироста к среднему весу или размеру.

3. Рост и размножаемость гамбузии в аквариальных условиях

Нами было замечено, что самки гамбузии, пойманные в прудах и привезенные из южных районов Союза, размножаются в аквариумах и в нашей средней полосе и дают по нескольку пометов мальков. Мальки растут первое время нормально по сравнению с другими видами живородок. Но к моменту наступления половой зрелости рост мальков, особенно самок, в аквариумах сильно замедляется.

Размножаемость гамбузии, выросшей в аквариумах, как показали наблюдения, также сильно понижена.

1) Размеры и вес аквариальной гамбузии, рожденной в разные годы

На табл. 1 приводятся данные по величине и весу гамбузий, выращенных в обычных аквариальных условиях (т. е. тех условиях, в которых у нас растут и размножаются другие виды живородок) в разные годы. Данные по весу приведены в миллиграммах, данные по размерам — в миллиметрах.

Таблица 1

Сравнение гамбузии различного возраста, рожденной и выросшей в обычных аквариальных условиях

Год рождения	Возраст	Пол	Количество	Длина, мм	Ширина	Средний вес, мг
1934	3 г.	♀♀	50	25—30	2,2—4	201
		♂♂	2	26—27	—	120
1935	2 г.	♀♀	44	26—30	2,5—3,5	215
		♂♂	19	23—25	2,0—2,5	143
1937	10 мес.	♀♀	31	27—30	—	205
		♂♂	30	25—28	—	152

Из табл. 1 видно, что вес и размеры гамбузии, выращенной в аквариумах в разные годы, мало различаются, несмотря на резко различный возраст, и именно самка имеет длину от 25 до 30 мм и вес 200 мг с небольшим, тогда как размеры самцов колеблются от 23 до 28 мм, а вес от 120 до 152 мг. Самки гамбузии, привезенные из естественных водоемов Кизляра, Сухуми и Армавира, имеют вес 600 мг, 1,5 г и больше, а самцы около 200 мг. Сопоставление этих цифр с таковыми табл. 1 говорит с полной очевидностью о недоразвитии гамбузии при ее воспитании в обычных аквариальных условиях. Самцы гамбузии при этом отстают на 25% от своего нормального веса, тогда как самки по весу в 3—4 раза меньше нормальных. Размножаемость этих выращенных в аквариумах самок оказалась также сильно пониженной: большинство из них не дает мальков. В редких случаях мальки появляются, но пометы немногочисленны, и, как правило, мальки мало жизнеспособны.

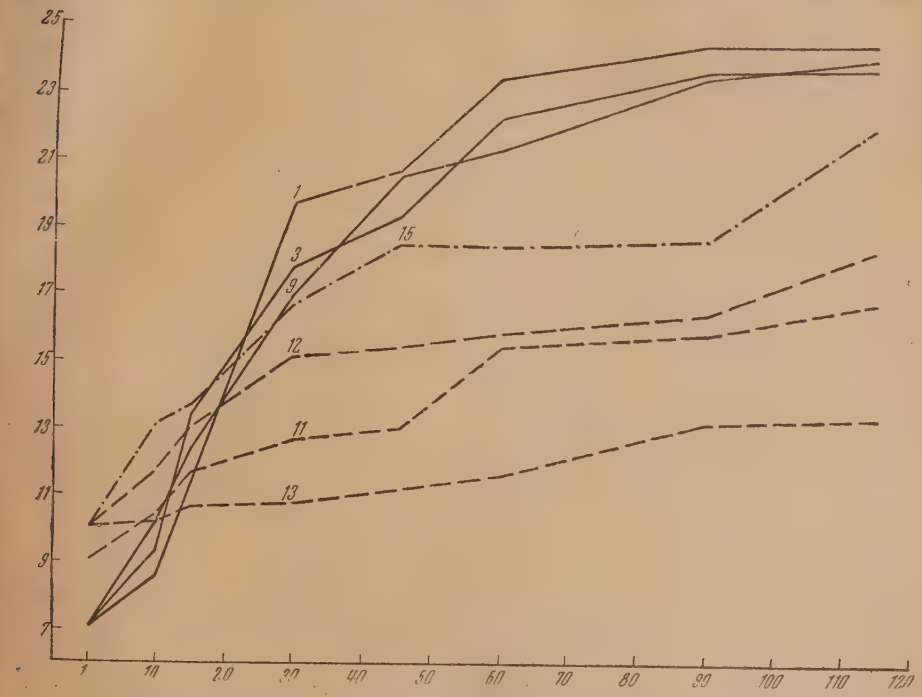
Совершенно очевидно, что, независимо от причин, могущих самостоятельно влиять на размножаемость гамбузии в аквариуме, такое резкое отставание в росте не может не остаться без влияния на ее плодовитость, так как хорошо известно, что у живородящих рыб количество мальков связано с возрастом и размерами самки (Turner, 1937).

Для того, чтобы получить представление о том, как протекает рост гамбузии в аквариумах и какие из факторов внешней среды на него влияют, нами был поставлен ряд опытов по влиянию температуры, населенности и размера аквариума на рост мальков гамбузии.

2) Влияние температуры на рост мальков гамбузии

Изучение роста гамбузии в аквариумах под влиянием температуры проводилось в 1935 году над мальками, рожденными от самок, привезенных из Кизляра. Самки были привезены беременными в августе и в ближайшее время начали метать мальков. Мальки воспитывались в аквариумах одинакового объема $1^1/_2$ ведра и в одинаковом количестве — 18—20 мальков в аквариуме. Пометы, имевшие численность около 40 мальков, были разделены на 2 аквариума. Из 15 пометов, бывших в нашем распоряжении, мы взяли для окончательной обработки мальков 7 пометов, отвечавших вышеуказанным требованиям по количеству мальков и объему аквариума. Общая численность мальков данного опыта 176.

На фиг. 1 приводятся материалы по росту этих пометов мальков, воспитанных в различных температурах. Пометы № 1, 3 и 9 воспитывались в обогреваемых аквариумах с температурой 20—25° С. Помет № 15, распределенный по двум аквариумам (число мальков около 40), воспитывался при переменной температуре. В аквариумах на ночь свет выключался, и температура снижалась до 16—18° С, а днем повышалась



Фиг. 1. Кривые роста 7 пометов мальков гамбузии, воспитанных при разных температурах. Пометы 1, 3 и 9 — 20—25° С, помет 15 — переменная температура и пометы 11, 12 и 13 — температура 10—12° С

до 20—25° С. И, наконец, пометы № 11, 12 и 13 росли при пониженных температурах в специально устроенном для этой цели аквариуме с температурой 10—12° С. Низкая температура в этом аквариуме поддерживалась непрерывным током водопроводной воды, которая циркулировала в наружном большом аквариуме. В этом большом аквариуме находилось 4 меньших с опытными мальками. Помет № 11 из данной группы, имевший 38 мальков, был, так же как и помет № 15, разделен на 2 аквариума. Изучение роста проводилось путем систематического с интервалом 15 дней измерения 10 мальков от каждого помета.

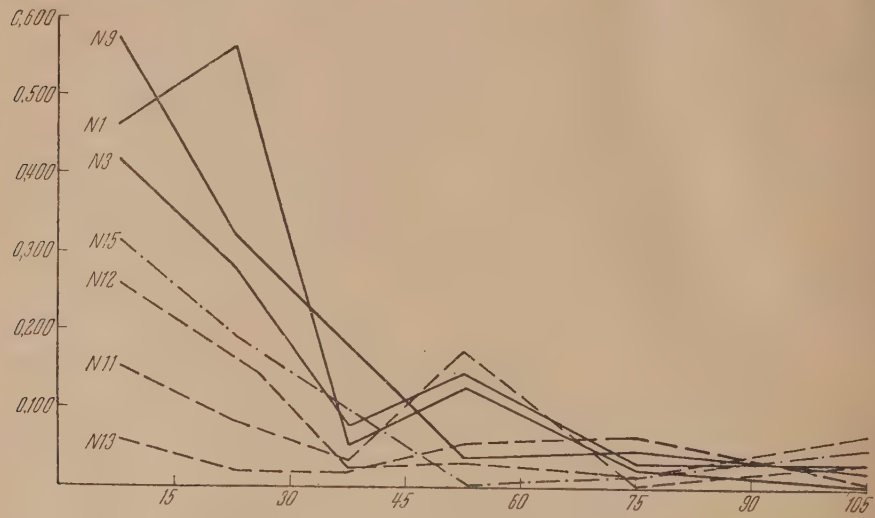
Кривые роста показывают, что рост мальков в аквариумах с пониженной температурой замедляется.

Для помета № 15 с переменной температурой кривая роста является промежуточной между группой мальков, находящихся в обогреваемых аквариумах, и группой мальков в аквариумах с пониженной температурой.

На фиг. 2 приводятся материалы по скорости роста этих пометов мальков. На оси абсцисс отложен возраст в днях. На оси ординат — удельная скорость роста (C_g) в долях единицы, вычисленная по формуле Шмальгаузена. Материалы данной кривой говорят о том, что рост в

длину у гамбузии происходит, главным образом, в первые два месяца ее жизни, а затем практически падает.

Скорость роста при понижении температуры замедляется, но продолжительность его несколько увеличивается (см. кривые пометов № 11, 12 и 13).



Фиг. 2. Кривые по скорости роста 7 пометов мальков гамбузии, воспитанных при разных температурах

При изучении роста мальков нами было обращено внимание на тот факт, что мальки одного помета, находясь даже в разных аквариумах, дают сходные кривые роста. На фиг. 3 нами приводятся данные по росту для пометов, которые были разделены отдельно для каждого аквариума. На оси абсцисс отложен возраст в месяцах. На оси ординат — длина в миллиметрах. Рост помета № 15 прослежен в течение 6 месяцев, а рост мальков из группы с пониженной температурой до 11 месяцев. Из материалов видно, что кривые одного помета мальков даже при воспитании их в разных аквариумах значительно меньше отличаются друг от друга, чем кривые разных пометов.

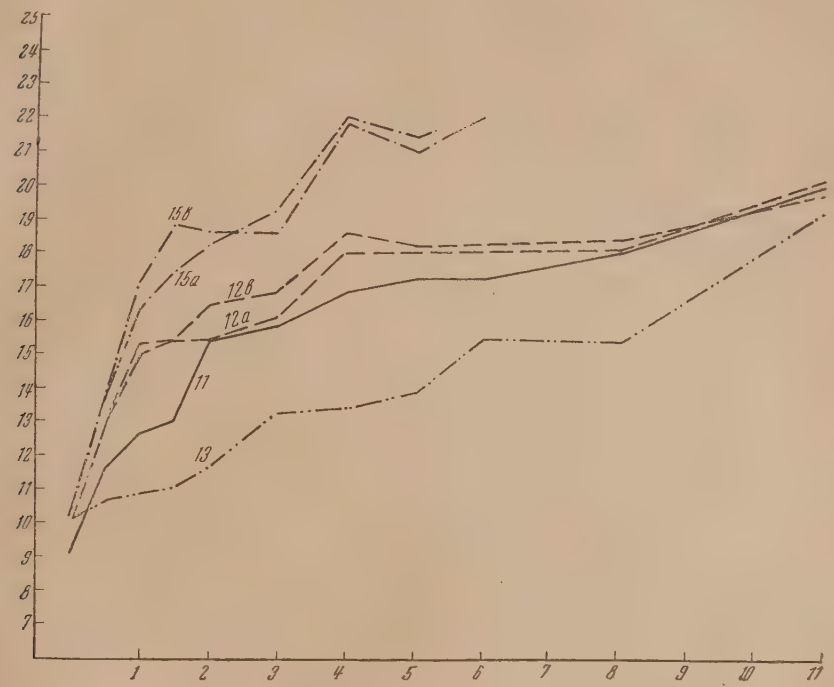
Этот факт указывает на то, что вариация в росте между отдельными пометами зависит не столько от внешних факторов, действующих в постэмбриональный период, сколько связана с условиями, которые предшествуют этому периоду. Эта вариация может зависеть от условий эмбрионального развития, во время которого происходит накопление витаминов, поступающих из организма матери, а также может быть обусловлена наследственными задатками. Вопрос этот требует дальнейшего разрешения.

Таким образом, опыты по воспитанию мальков гамбузии в аквариумах с различной температурой показали, что температура оказывает влияние на скорость роста гамбузии. При понижении температуры скорость роста замедляется.

Что же касается вопроса о влиянии температуры, в которой воспитывается гамбузия, на ее конечные размеры, то опыты показали, что различие в размерах с возрастом сглаживается (фиг. 8).

На фиг. 8 приводятся данные по весу мальков, воспитанных при разных температурах, по достижении ими двухлетнего возраста. Из материалов диаграммы видно, что у мальков, воспитанных при низкой температуре, наблюдается некоторое отставание по весу, но оно не ве-

лико. То же можно сказать, сравнивая мальков этих групп по длине. Длина мальков, воспитанных в теплых аквариумах, в возрасте 2 лет колеблется от 23 до 30 мм, длина мальков из холодных аквариумов — от 23 до 27 мм.



Фиг. 3. Кривые роста 4 пометов мальков гамбузии. Пометы № 15 и 12 были разделены на две части, каждая из которых воспитывалась в отдельных аквариумах

Приведенные цифры указывают на то, что разница между этими двумя группамм не велика, во всяком случае она значительно меньше той, которая существует по весу и размеру между аквариальной гамбузией и гамбузией из естественных водоемов. Взрослая самка гамбузии из естественных водоемов имеет средние размеры от 35 до 45 мм и вес от 600 до 1500 мг и больше.

3) Влияние населенности аквариума на рост мальков гамбузии

На табл. 2 мы приводим данные по весу мальков гамбузии в различно населенных аквариумах в 3- и 4-месячном возрасте. Малькн росли при одинаковой температуре и в одинаковых по размеру аквариумах. Вариировало только их количество.

Табл. 2 показывает, что оптимальную скорость роста и максимальный вес имеют мальки в первых двух аквариумах, в которых на объем 25 л находилось 12—20 мальков. При увеличении количества мальков вдвое, почти вдвое уменьшается скорость их роста. Эти опыты говорят о том, что для нормального роста мальков гамбузии необходима определенная населенность аквариума. Перенаселение вызывает угнетение роста и замедление его скорости.

Таблица 2

Влияние плотности населения аквариума на вес мальков гамбузии (Gambusia aff. holbrookii)

№ аквариума	Емкость аквариума, л	Темп. воды, °С	Колич. мальков	Средний вес 10 мальков, мг		Относит. прирост, % по Броди	Удельная скорость роста C_v
				в возрасте 3 мес.	в возрасте 4 мес.		
46	25	22	12	148	211	35	0,355
43	25	21	20	127	173	31	0,309
71	25	21	26	139	167	18	0,184
44	25	21,5	31	103	128	22	0,217
45	25	21	38	93	112	18,5	0,186

4) Влияние объема аквариума на рост гамбузии

В 1936 г. из указанных выше факторов, влияющих на размеры рыб, нами было сосредоточено внимание на объеме аквариума. Мы решили увеличить объем аквариума, в котором воспитывались гамбузии, предполагая, что этим можем способствовать увеличению их размеров. С этой целью для воспитания гамбузий нами был устроен аквариум емкостью на 20 ведер. Кроме того, часть гамбузий была переведена в бассейны Ботанического сада, такого же и даже несколько большего объема. Но пребывание молодой гамбузии в большом аквариуме не дало сколько-нибудь серьезных сдвигов в смысле прироста. Те же результаты были получены и в опытах, поставленных в оранжереях Ботанического сада. 69 молодых самок гамбузий, выпущенных весной в бассейн в оранжерее и обловленных осенью, почти не изменили своего размера (27—28 мм) и веса (200—250 мг). Аналогичные результаты дала и взрослая гамбузия в количестве 20 ♀♀ и 10 ♂♂ после пребывания летом 1936 г. в оранжерее Ботанического сада. Помещенная в лабораторные условия, эта гамбузия также не дала прироста и повышения размножаемости.

Таким образом, материалы по изучению роста гамбузии в аквариумах показывают, что температура, населенность и объем аквариума хотя и оказывают влияние на скорость роста мальков гамбузии, все же не являются решающими факторами, объясняющими причины отставания в росте аквариальной гамбузии. Различие в конечных размерах гамбузии, росшей в аквариумах, даже при резких изменениях вышеупомянутых факторов все же значительно менее по сравнению с тем, которое имеется между самками аквариальной гамбузии и самками гамбузии, пойманными в естественных водоемах.

5) Сравнение скорости роста мальков гамбузии в естественных и аквариальных условиях

Приведем небольшой материал, бывший в нашем распоряжении, по сравнению скорости роста мальков гамбузии в естественных и аквариальных условиях.

На фиг. 4 сопоставлены данные по росту (увеличение размеров) у мальков гамбузии, воспитанных в различных условиях. На оси абсцисс — возраст в днях, на оси ординат — длина в миллиметрах.

На кривой *a* представлен рост мальков в естественных прудках в условиях Махач-Кала (материалы взяты из работы Ениколопова); *b* — кривая роста мальков гамбузии, воспитанных с рождения в цинковой ванне на солнце в 1937 г. (из неопубликованных материалов, любезно предоставленных Калашниковым и Измайловой); *c* — кривая роста мальков в аквариальных условиях, оптимальных по температуре, населенности и кормности; *d* — кривая роста мальков в аквариумах при пониженных

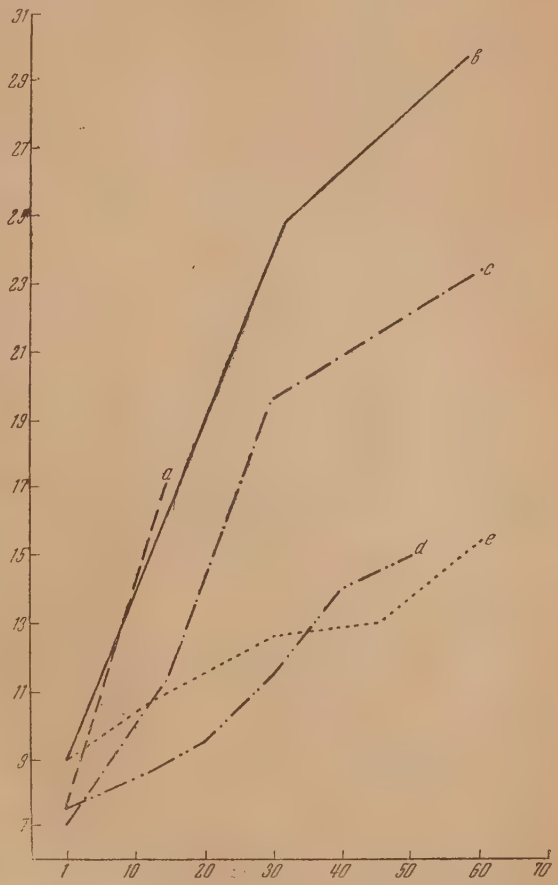
температурах и *е* — кривая роста в искусственных условиях в Махач-Кале, из данных Ениколопова. Для возможности проведения сравнения взят общий масштаб.

Сравнение проводится до 2-месячного возраста, т. е. в период наиболее интенсивного роста гамбузии.

Фиг. 4 объединяет хотя и небольшой материал, но представляет известную ценность, так как дает ориентировочное и объективное представление о различных скоростях роста гамбузии в разных условиях содержания.

Максимальный рост мы видим на кривой *а*, которая является наименьшей, так как рост на ней прослежен до двухнедельного возраста. Кривые *d* и *е* указывают, что в неблагоприятных искусственных условиях рост сильно отстает. Кривая *с* говорит о том, что оптимальные аквариальные условия, в которых у нас росли мальки, все же не являются достаточными для полного выявления способности к росту, присущей гамбузии. Кривая *b* показывает, что в цинковой ванне на солнце мальки растут достаточно хорошо.

Если сравнить прирост мальков, то получаются следующие цифры: за первые 14 дней прирост в естественных условиях равен 0,818 (C_v), тогда как для оптимальных аквариальных — 0,466, а для искусственных неблагоприятных условий — 0,169 и 0,154 (низкие температуры), т. е. в первые дни жизни, в период наиболее интенсивного своего роста, гамбузии вдвое быстрее растут в естественных условиях по сравнению с оптимальными аквариальными и в пять раз быстрее по сравнению с неблагоприятными условиями содержания в аквариумах.



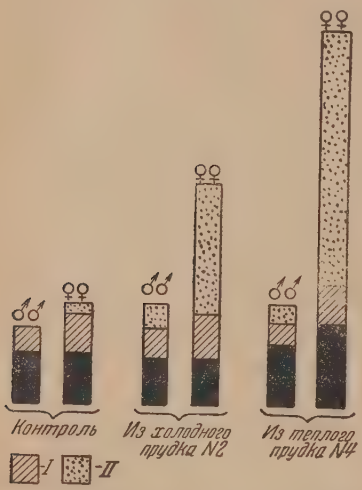
Фиг. 4. Кривые роста гамбузии в естественных и аквариальных условиях: *а*) рост мальков в естественных прудках (Махач-Кала); *б*) рост мальков в цинковой ванне на солнце; *в*) рост мальков (помет I) в аквариальных условиях, оптимальных по температуре и населенности; *г*) рост мальков в аквариумах при пониженных температурах (помет II); *д*) рост мальков в искусственных условиях (Махач-Кала)

4. Прирост гамбузии в полевых условиях и в лабораторных после пребывания в прудках на Звенигородской станции

Для полевых опытов нами были использованы прудки биологической станции в окрестностях Звенигорода.

Опыты проводились в 1937 и частично в 1938 г. Для работы мы имели 8 водоемов, из них два теплых и шесть холодных. Теплые водоемы находились на открытом солнечном месте. Естественный прудок (№ 4) площадью 5 м² и прудок (№ 3), вырытый год назад и имеющий поверхность около 3 м². Холодные прудки (№ 1, 2, 5, 6, 7 и 8) были вырыты в парке около ручья и имели поверхность 1,5—2 м². Глубина всех водоемов доходила до $^1/_2$ м. Летом проводилось измерение температуры в прудках и наблюдение за кормовым и гидробиологическим режимом.

Температура колебалась в теплом № 3 от 18 до 25° С, в теплом № 4 — от 15 до 25° и в холодных от 12 до 19° С.



Фиг. 5. Прирост мальков гамбузии за время пребывания в прудках и после перемещения их в лабораторные условия

В конце июня 1937 г. в прудки было выпущено 80 взрослых и 212 гамбузий в 3- и 4-месячном возрасте, родившихся в аквариумах.

Перед посадкой весь материал был промерен и взвешен, то же было произведено и после облова в середине сентября. Наблюдения за ростом и размножаемостью опытной гамбузии продолжались и после переведения ее обратно в аквариумы лаборатории.

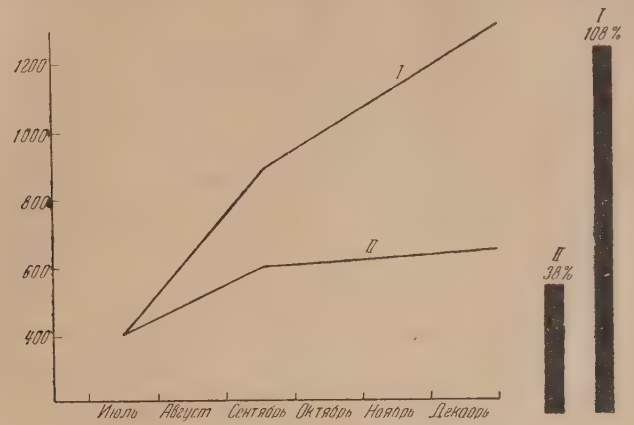
Наблюдения показали, что в холодных прудках как мальки, так и взрослые гамбузии дают меньший прирост по сравнению с гамбузией, находящейся в теплых прудках.

Прудок № 4 (естественный) оказался менее благоприятным для гамбузии, так как из него было выловлено только около 25% посаженных мальков. С одной стороны, это объясняется неудобством облова, так как прудок большой и мелкий, с илистым дном, с другой — наличием огромного количества хищников: пловунцов и личинок стрекозы, которые могли уничтожить часть гамбузии. В холодных прудках хищников было мало, и процент отхода гамбузии был невелик. Так, например, в прудке № 2 был выловлен 31 малек из 40 посаженных, причем облов не был произведен тщательно. Наблюдая за ростом и размножаемостью гамбузии, переведенной из прудков в лабораторные условия, нами было отмечено интересное явление: гамбузия после пребывания в прудках Звенигородской станции значительно лучше растет по сравнению с той, которая находилась в течение всего лета в аквариальных условиях, а также дает нормальное потомство, тогда как аквариальная не размножается.

На фиг. 5 нами приводятся данные по приросту мальков гамбузии за время пребывания в прудках, а также после перемещения их в лабораторные условия. Для сопоставления в качестве контроля приводятся материалы по приросту мальков гамбузии, находившихся в течение всего лета в аквариальных условиях. Из фиг. 5 видно, что максимального веса достигли молодые самки гамбузии, которые находились 3 месяца в теплом прудке, а именно, эти самки в возрасте 10 месяцев на 31.XII. 1937 имели средний вес 740 мг и длину, равную 32—44 мм. Средний вес самок этого же возраста из холодного прудка равен 400 мм, а длина колеблется от 31 до 37 мм. Вес отдельных самок из этого пруда достигает 670 мг. Контрольная группа самок, находящихся в аквариумах в течение всего лета, имеет средний вес 200 мм, а длину от 26 до 30 мм.

Самки из теплого прудка № 4 в ноябре начали размножаться и дали хороших мальков. Некоторые из них метали вторично в декабре.

На табл. 3 и фиг. 6 приводятся материалы по приросту взрослой гамбузии, находившейся в прудках № 1 и 3 и для сравнения гамбузии из той же группы, но из аквариумов в лабораторных условиях.



Фиг. 6. Прирост виргинных самок армавирской гамбузии в прудке № 3 и после перемещения в лабораторные условия в 1937 г. *I* — группа опытных ♀♀, *II* — группа контрольных, находившихся все время в аквариумах лаборатории

Все самки, взятые в данный опыт, были привезены в конце декабря 1936 г. из Армавира, зимние месяцы находились в лабораторных условиях, а в июне часть из них была высажена в теплый (№ 3) и холодный прудки (№ 1).

Таблица 3

Прирост взрослой гамбузии, находившейся в лабораторных условиях после пребывания в прудках Звенигородской станции

№ водоема	Дата промеров	Пол	Количество	Длина, мм		Вес одной особи, мг	Прирост, % по Броди
				мин.	макс.		
Пруд № 1 (холодный)	17.IX 1937	♀♀	15	37	46	750	17
	31.XII 1937	♀♀	10	37	47	890	
Пруд № 3 (теплый)	17.XI 1937	♀♀	20	40	46	880	40
	31.IX 1937	♀♀	10	45	48	1 300	
Аквариум № 70 (лаб. условия)	17.IX 1937	♀♀	20	34	40	600	6
	31.XII 1937	♀♀	10	35,5	40	640	

На фиг. 6 сравнивается группа виргинных самок из прудка № 3 с виргинными самками в лабораторных условиях.

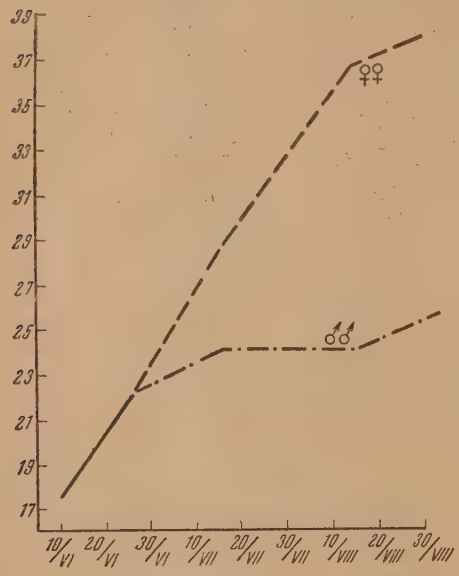
Вес ♀♀ к началу опыта был равен около 400 мг. За летний период самки в лаборатории достигли 600 мг, тогда как самки из пруда № 3— 880 мг. За зимние месяцы самки, находящиеся все время в лаборатории, почти не прибавили в весе, тогда как группа самок, бывших летом в прудке, продолжала расти и достигла веса к концу декабря 1300 мг.

Самки из прудка № 1 (холодного) сидели с самцами. Во время пребывания их в прудке потомства не было замечено, но после перемещения их в лабораторные условия эта группа самок дала хороший и нормальный приплод. Некоторые из этих самок метали по два и по три раза. Несмотря на затрату энергии, происходящую при рождении мальков, эта группа самок также увеличилась и по росту больше, чем контрольная группа. Средний вес десяти опытных самок из этой группы (табл. 3)

к концу декабря равнялся 890 мг, тогда как средний вес десяти контрольных самок — 640 мг.

Таким образом, пребывание в прудках даже с пониженной температурой оказало благотворное влияние на рост гамбузии как взрослой, так и рожденной в аквариумах.

В дополнение к приведенным данным мы позволили себе сослаться на некоторые материалы из неопубликованной работы Калашникова и Измайловой.



Фиг. 7. Компенсаторный рост резко отставших в росте мальков гамбузии, после пересадки их в прудки Звенигородской станции (по данным Калашникова)

Восемьдесят мальков гамбузии находились в течение всей зимы почти без присмотра в необогреваемых аквариумах на Звенигородской биостанции.

В результате мальки резко отстали в росте. В возрасте 8,5 месяца они имели около 18 мм длины и вес, равный 42 мг. В июне 1937 г. они были высажены в теплый прудок. Уже в первые дни после перемещения мальки дали резкий прирост.

На фиг. 7 приводятся данные по росту самцов и самок этой группы гамбузий.

На оси абсцисс — даты промеров, на оси ординат — длины в миллиметрах. После 3-месячного пребывания в прудке тридцать семь обловленных самок имел размеры от 34 до 42 мм, а средний вес 736 мг, многие из них были беременны, а тридцать один из обловленных самцов имели размеры от 23 до 24,5 мм, а вес 155 мг.

Эти опыты, так же как и предыдущие, показывают, что аквариальная и недоразвитая гамбузия, помещенная в естественные условия, проявляет способность к компенсаторному росту.

5. Опыты по влиянию солнечного света на рост и размножаемость гамбузии в аквариальных условиях

Летом 1937 г. несколько аквариумов с мальками гамбузии нами были поставлены на окно, которое днем открывалось, стекла на аквариумах были приоткрыты, и, таким образом, рыбы могли находиться некоторое время в течение дня под непосредственным влиянием солнечного света. Нами было замечено, что мальки, находившиеся в этих аквариумах, росли значительно лучше и достигли большего веса и больших размеров по сравнению с мальками одного возраста, которые воспитывались в обычных аквариальных условиях. Так, например, к концу года (на 31.XII.1937) размер и вес мальков (50 штук), находившихся на окне, открывавшемся в течение дня в летние месяцы, были следующими: самки имели длину от 30 до 36 мм, самцы от 27 до 30 мм, средний вес самок этой группы равнялся 456 мм, вес самцов — 225 мг (фиг. 8).

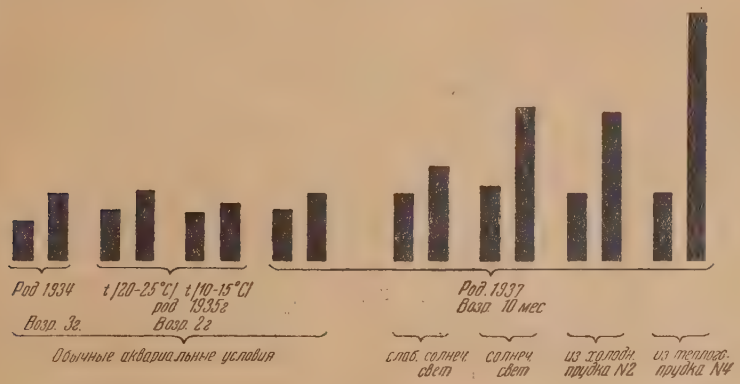
Вес отдельных самок достигал 620 мг, т. е. почти втрое превышал тот вес, который имеют самки гамбузии, воспитанные в обычных аквариальных условиях.

Самки из этой группы мальков, росших на окне, начали размножаться

в ноябре и декабре 1937 г. и принесли большое количество мальков. Но, к сожалению, мальки хотя и рождались живыми, но несколько недоношенными, и, как правило, гибли в ближайшие дни.

Эти наблюдения, а также материалы по росту гамбузии в прудках и после перемещения из прудков в лабораторные условия показали, что солнечный свет оказывает положительное влияние на рост гамбузии.

На фиг. 8 приводятся сводные данные по весу самцов и самок гамбузий, находившихся в аквариальных условиях в разные годы, а также в аквариумах на солнце и после пребывания в холодных и теплых прудках на Звенигородской станции по опытам 1937 г. Фиг. 8 указывает на то, что в аквариумах на солнце и после пребывания в прудках гамбузии достигают большего веса по сравнению с гамбузией в обычных аквариальных условиях.



Фиг. 8. Сводные материалы по весу самцов и самок гамбузий, находившихся в аквариальных условиях в разные годы, а также в аквариумах на солнце и после пребывания в прудках на Звенигородской станции

Для окончательного подтверждения материалов, полученных в 1937 г., а также с целью получения нормального потомства от гамбузий, рожденных в аквариумах в аквариальных же условиях, в 1938 г. мы поставили специальную серию опытов по влиянию солнечного света на рост и размножаемость аквариальной гамбузии.

Для этой цели пять аквариумов объемом $1^1/_2$—2 ведра были помещены на площадку крыши Ботанического института. Аквариумы стояли на деревянном столе на расстоянии метра от пола и каждый из них был наполовину закрыт стеклом для некоторого предохранения от пыли. Кормление, уход, грунт и растительность были те же, что и в аквариумах, находящихся в помещении. Опытные аквариумы систематически, по мере высыхания, доливались водопроводной водой. Так как аквариумы стояли на открытом месте, колебания низких температур в них соответствовали колебаниям температуры воздуха. Для того, чтобы получить представление о температурном режиме, мы приводим данные по колебанию температуры воздуха за летние месяцы 1938 г., полученные из Бюро погоды для г. Москвы.

Что касается высоких температур, то в яркие солнечные дни на солнцепеке температура воды в аквариумах поднималась до 30° С и выше.

Лето 1938 г. было исключительно солнечным и жарким. Интересно, что водяные растения: валиснерия и ричия, вынесенные в аквариумах на крышу, быстро погибли и погибали после замены их новыми. Очевидно, сильное солнечное освещение оказывало пагубное на них влияние.

Гамбузии же чувствовали себя хорошо в этих аквариумах в течение всего лета, вплоть до конца сентября, когда температура воздуха стала резко падать (табл. 4), а именно, ночью доходила до 2° С, и рыбы были перенесены в лабораторию.

Гамбузии находились на крыше с 23 июня по 19 сентября. Интересно и очень важно отметить, что рост гамбузии, особенно молодой, перенесенной с крыши в лабораторию, не прекратился, а продолжался уже и в лабораторных условиях, что нами наблюдалось и в предыдущих опытах при переводе гамбузии из прудков в лабораторные условия.

Таблица 4

Температура воздуха летом 1938 г. в Москве по данным обсерватории МГМИ на Красной Пресне

Месяцы и дни	Минимум	Максимум	Средняя темп. воздуха
Июнь с 20 по 30	9	26,9	16,7
Июль с 1 по 10	11,7	37,1	23,9
» с 10 по 20	14,4	34,8	23,9
» с 20 по 30	17,2	36,1	25,8
Средняя месячная	11,7	37,1	24,6
Август с 1 по 10	10,7	33,3	21,2
» с 10 по 20	11,2	30,2	20,9
» с 20 по 31	15	36,1	24,9
Средняя месячная	10,7	36,1	22,8
Сентябрь с 1 по 10	15	32,1	23,3
» с 10 по 20	1,4	28,5	14,1

В данный опыт было взято 50 гамбузий (30 ♀♀ и 20 ♂♂), которые распадались на 4 возрастных группы: I группа — 7 ♀♀ и 2 ♂♂ к началу опыта имела возраст 3 года, II группа — 7 ♀♀ и 1 ♂ имела возраст 2 года, III группа — 7 ♀♀ и 10 ♂♂ — возраст 1 год и, наконец, IV группа, — 10 ♀♀ и 6 ♂♂ объединяла гамбузий, родившихся осенью и имевших возраст 6 месяцев. Последняя группа рыб была распределена по двум аквариумам. Каждая из групп гамбузий имела соответствующий по возрасту контроль, находившийся в обычных аквариальных условиях. В общей сложности, вместе с контролем в данном опыте находилось 123 особи. Результаты опыта таковы. Взрослая гамбузия в возрасте 3 лет не увеличила своего веса за время пребывания на крыше, хотя и несколько увеличилась по длине. (В начале опыта самки имели длину 40,9 мм, в конце опыта — 42,7 мм.)

Самки в возрасте 2 лет из II группы увеличились по размеру и весу несколько больше по сравнению с самками предыдущей группы. Но наиболее резкое увеличение по размеру и весу дали самки III и IV групп.

На фиг. 9 приводятся данные по абсолютной длине в миллиметрах контрольной группы самок, находящихся в лаборатории, — столбец № 1, самок из группы III — столбец № 2 и самок из группы IV — столбец № 3 — 4 из двух аквариумов. Материалы говорят, что самки последних двух групп к концу опыта достигли уже вполне нормального размера — свыше 40 мм.

На фиг. 9 приводятся данные тех же групп, но по весу. Диаграмма указывает, что самки из группы III к концу опыта имели вес свыше 650 мг, самки из IV группы — свыше 800 мг, т. е. вес уже вполне нормальный для взрослой самки гамбузии. Контрольная группа, в которую вошло 36 самок гамбузии, находящейся в лаборатории, имела средний вес, равный 300 мг.

Фиг. 9 и 10 указывают, что самки группы III и IV продолжали расти и в лабораторных условиях, тогда как контрольная группа почти не дала прироста.

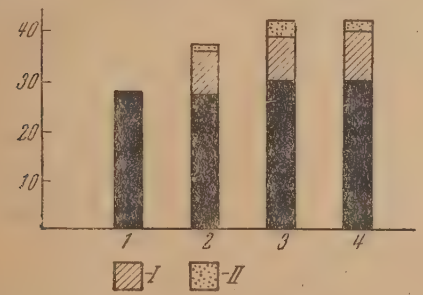
После перемещения в лабораторные условия самки из группы IV начали размножаться (4 из них дали по одному помету вполне нормальных и доброкачественных мальков).

В дополнение интересно отметить, что помещение гамбузии в аквариумы на солнце вызывает уменьшение колеблемости по весу и разме-

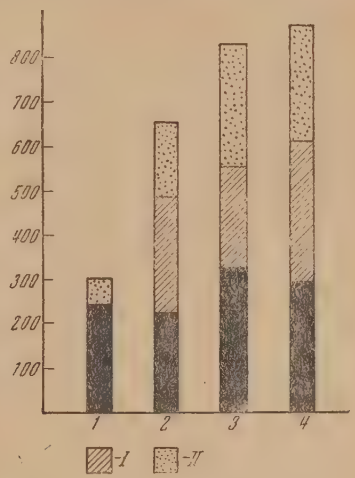
рам у опытных самок, т. е. рост как бы выравнивается. Так, например, если сравнить коэффициенты вариации по размерам у самок IV группы до опыта и после опыта, то получим следующие цифры: в начале опыта коэффициент вариации $v = 7{,}6\%$, в конце — $v = 2{,}5\%$. Нами неоднократно наблюдалось подобное явление как в группах гамбузий, взятых в опыт по влиянию солнечного света, так и в тех группах, которые переводились из аквариальных условий в прудки.

Таким образом, опыт, поставленный в 1938 г. по содержанию гамбузий в открытых аквариумах на крыше Ботанического института, подтвердил те данные, которые мы имели в 1937 г., и показал, что солнечный свет стимулирует рост гамбузии, а также и размножаемость молодых самок.

Этот опыт, кроме того, показал, что отставшие в росте благодаря пребыванию в аквариальных условиях мальки гамбузии, помещенные при избытке солнечного света, дают так называемый компенсаторный рост. Аналогичное явление было обнаружено нами, как уже упоминалось выше, ранее при переводе аквариальной гамбузии в прудки.



Фиг. 9. Абсолютные размеры и прирост (в мм) самок гамбузии из III и IV группы: *1* — контроль, *2* — размеры и прирост самок IV гр.



Фиг. 10. Вес самок гамбузии (в мг) из III и IV группы, до, во время и после пребывания в аквариумах на солнце: *1* — контроль, *2* — гр. III; *3—4* — гр. IV

6. Обсуждение

В литературе имеются отдельные указания о понижении плодовитости у некоторых видов рыб при переводе их в аквариальные условия. Так, например, Меер (Meyer, 1938) ссылается на неопубликованные материалы Хюбса (Hubbs C. и L.) о том, что у одного из видов моллиенизии (Mollienisia latipinna) из семейства пецилиид резко понижается плодовитость при содержании в лабораторных условиях.

Каландадзе и Мчедлидзе (1934) указывают, что в аквариумах гамбузия дает меньше мальков по сравнению с естественными водоемами. Сидоров в своей книжке о живородящих рыбах говорит, что в аквариальных условиях гамбузия нередко мечет недоношенных с пузырями мальков.

Но ни в одной из указанных работ не делается попыток объяснения этого явления.

Наши материалы по изучению размеров и веса гамбузии, выросшей в аквариумах в 1934 и 1935 гг., показали, что по сравнению с нормальной гамбузией из естественных водоемов аквариальная дает резкое отставание. Последнее особенно резко сказывается на самках, вес которых в 3—4 раза меньше нормы.

У живородящих рыб, как известно, количество мальков в помете определяется возрастом и размерами самки [Тернер (Turner, 1937)]. Таким образом, отставание в росте само по себе, независимо от других причин, может явиться фактором, понижающим размножаемость гамбузии в аквариумах. Поэтому возник вопрос об увеличении размеров гамбузий, воспитанных в аквариумах, а для решения его необходимо было изучить причины недоразвития аквариальной гамбузии.

Мы знаем, что на рост рыб в аквариальных условиях оказывает влияние целый ряд факторов, как-то: размер сосуда, кормовой режим, температура воды, количество мальков в одном аквариуме и т. д. Для того, чтобы внести ясность в вопрос о причинах недоразвития гамбузии, необходимо было исследовать влияние всех этих факторов в отдельности на рост гамбузии и выделить из них основные и решающие.

В 1935 г., получив потомство от самок гамбузий в аквариальных условиях, мы сосредоточили внимание на изучении двух факторов, влияющих на рост гамбузии, а именно, температуры и населенности аквариума. Поставленные опыты позволили притти к выводу, что оптимальными для роста гамбузии являются совершенно определенная температура воды (от 20 до 26° С), а также определенная плотность аквариума (на 25 литров — 12—20 мальков). При более низких температурах, а также в перенаселенных аквариумах рост гамбузии замедляется.

Тем не менее опыты показали, что воспитанные и в оптимальных условиях с учетом этих двух факторов мальки гамбузии в конечном итоге не достигают нормальных размеров. Те же результаты дали опыты с увеличением объема аквариума, проведенные в 1936 г. Мальки гамбузии, переведенные в 20-ведерный аквариум, а также молодая и взрослая гамбузия в застекленной оранжерее Ботанического института не дали сдвигов в смысле прироста. 69 молодых самок гамбузии, выпущенных весной в бассейн в оранжерее и обловленных осенью, почти не изменили своего размера. Аналогичные результаты дала и взрослая гамбузия после пребывания летом 1936 г. в оранжерее Ботанического института.

Таким образом на основании опытов 1935—1936 гг. можно с очевидностью сказать, что размер бассейна, температура, оптимальная населенность хотя и влияют на рост гамбузии, как и всех других рыб, но не являются решающими факторами в объяснении причин отставания в росте самцов и, главным образом, самок гамбузии в аквариальных условиях.

В 1937—1938 гг. нами было обращено внимание на световой фактор. Результаты опытов показали, что пребывание мальков гамбузии на открытом солнечном свете уже способствует их лучшему росту. Средний вес самок увеличивается больше, чем в два раза. Самки, взятые из аквариумов, находящихся в летние месяцы под открытым небом на солнце, дают нормальное по качеству потомство.

На основании этих опытов еще нельзя сказать, действует ли солнечный свет благотворно на самих гамбузий или это действие является вторичным, а именно, солнечный свет вызывает какие-то изменения в кормовом режиме, вызывает развитие каких-либо микроорганизмов, которые являются пищей гамбузий и в свою очередь способствуют быстрому их росту, но совершенно очевидно, что световой фактор необходим как основной фактор для роста гамбузий. К аналогичному выводу приводят опыты по содержанию этих рыб в полевых условиях. Пребывание в прудках оказало чрезвычайно благотворное влияние на рост и размножаемость гамбузии. В этом отношении чрезвычайно характерны и интересны результаты опытов по содержанию гамбузии в прудках с пониженной температурой. Взрослые самки гамбузии хотя и не размножались во время пребывания в холодных прудках, но после перемещения в лабораторные условия в аквариумы с нормальной температурой (20—25° С) стали размножаться в ноябре и декабре и дали хорошее

потомство, тогда как оставшиеся в лаборатории на летний период гамбузии не размножались.

Не менее интересные результаты дали мальки гамбузии, находившиеся в холодных прудках Звенигородской станции. Хотя во время пребывания в этих прудках их рост не был интенсивным благодаря тормозящему действию пониженной температуры и после облова по своему весу они почти не отличались от находящихся в лаборатории гамбузий одного с ними возраста, но, переведенные в лабораторные условия, они дали за короткий промежуток времени хороший прирост и резко обогнали своих отставших в росте сверстников, находящихся все это время в обычных аквариальных условиях.

Некоторые самки из этой группы мальков достигли веса 670 мг, т. е. больше чем в три раза превышают по весу самок гамбузий, выросших в аквариумах.

Таким образом, совершенно очевидно, что пребывание в прудках, а также пребывание в аквариумах под действием прямого солнечного света дает известный запас «энергии», который приводит к ускоренному росту и размножаемости гамбузии. Мы ставим этот термин «энергия» в кавычки, так как мы его употребляем условно, понимая под энергией запас каких-либо веществ витаминного порядка. Несмотря на то, что температурный фактор в холодных прудках тормозил развитие рыб, тем не менее в организме их происходило накопление «энергии», которая проявилась в виде ускоренного роста рыб после перемещения их в лабораторные условия. То же самое имеет место и по отношению к самкам гамбузии, находившимся в теплых прудках и в аквариумах на солнце. Пойманные в теплом прудке молодые самки гамбузии не были еще беременны и имели средний вес 200 мг. После 3-месячного пребывания в аквариумах они достигли веса 740 мг, начали размножаться и дали доброкачественных мальков.

Таким образом, опыт прошлых лет и нынешнего года показал, что основные факторы, ответственные за рост и размножаемость гамбузии, безусловно связаны со световой энергией и, может быть, имеют природу витаминного характера.

Интересно отметить, что в двух своих последних обширных работах Тернер (Turner, 1937—1938), изучая сезонность цикла размножения различных видов живородок, объясняет сезонность в размножаемости у живородок в аквариальных условиях изменением длины светового дня. Автор наблюдал, что повышение размножаемости самок рыб совпадает с удлинением светового дня, а понижение — с его укорочением. Тернер приводит материалы по размножаемости живородящей рыбы (Brachyraphis episcopi) в тропических условиях (Панама) и говорит о том, что свет действует стимулирующе на половые органы, вероятно, через посредство гонадотропного гормона передней доли гипофиза.

Что касается размножаемости гамбузии, возможно, что механизм и таков; во всяком случае, этот вопрос должен быть подвергнут специальному изучению. Но для нас ясно, что в отношении гамбузии одной длины светового дня явно недостаточно для ее нормального роста и размножаемости в естественных и аквариальных условиях. На это указывают опыты по содержанию гамбузии в застекленной оранжерее Ботанического сада, где, несмотря на летний период с максимальной длиной светового дня, самки не дали прироста и размножаемости, в то же самое время после пребывания в прудках и на крыше уже в зимнее время в ноябре и декабре самки гамбузии могут давать в аквариумах нормальное потомство. Эти факты приводят к мысли, что солнечный свет способствует накоплению в организме рыбы веществ витаминного порядка, которые дают стимул для ускорения роста и повышают размножаемость гамбузии в аквариальных условиях.

Не предрешая результатов анализа вопроса о причинах действия

солнечного света, о том, какие элементы солнечного света и какими путями оказывают положительное влияние на рост и размножаемость гамбузии, что явится делом ближайшего будущего, мы пока констатируем факт, который сам по себе имеет большое значение, так как открывает пути для овладевания гамбузией как лабораторным объектом и тем самым делает возможным детальное изучение биологии этого ценного объекта.

7. Выводы

I. Гамбузия, рожденная в аквариумах и находящаяся в обычных лабораторных условиях в нашей средней полосе, резко отстает в росте и недоразвивается. Недоразвитие сказывается, главным образом, на самках, вес которых отстает в 3—4 раза, а длина тела почти в половину по сравнению с самками из естественных водоемов.

II. Отставшие в росте гамбузии дают компенсаторный рост в естественных водоемах и в аквариумах на солнце, а также нормальное по качеству потомство.

III. Солнечный свет является одним из основных факторов, обусловливающих нормальный рост и размножаемость гамбузии в естественных и аквариальных условиях.

Институт зоологии
Государственный университет
Москва

Поступило
24. I. 1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Богданович И. Н., Размножение и акклиматизация гамбузии в Туркмении, Мед. параз., IV, 5, 1935.
2. Богоявленский Н. А., Миролюбивое сожительство гамбузии и личинок *Anopheles* в сильно заросших водоемах, Мед. параз., V, 1, 1936.
3. Будымко Ф. А., О борьбе с малярией в районе рыбопитомников, Мед. параз., V, 3, 1936.
4. Ениколопов С. К., Наблюдения по биологии гамбузий, акклиматизированных в Дагестанской АССР, Мед. параз., IV, 5, 1935.
5. Каландадзе Л. и Мчедлидзе И., Материалы к биологии рыб гамбузии, Вестн. троп. мед., 1932.
6. Каландадзе Л. и Мчедлидзе И., К истории распространения гамбузии и к изучению ее врагов, Мед. параз., III, 4, 1934.
7. Кулагин С. М. и Марциновский В. И., Гамбузия и ее применение в целях борьбы с малярией в СССР, Сов. врач. газ., 4, 1935.
8. Кулагин С. М. и Марциновский В. И., Опыт акклиматизации гамбузии в прудах-холодильниках электростанции под Москвой, Мед. параз., V, 1, 1936.
9. Линдберг Г. У., Насекомоядные рыбы и малярия, Природа, № 10, 1933.
10. Линдберг Г. У., К систематике гамбузии, Параз. сборн. Зоол. ин-та АН СССР, IV, 1934
11. Прендель А. Р., Загоровский Н. А. и Футран Г. С., Материалы по акклиматизации гамбузии в СССР, Мед. параз., I, 5—6, 1932.
12. Рухадзе Н. П., Разведение и транспортировка Gambusia affinis, Известия Абхазск. троп. ин-та, I, 1927.
13. Рухадзе Н. П., Gambusia affinis и ее возможная роль в борьбе с малярией на побережье Черного моря и Закавказья, Тр. Центр. станц. Троп. мед. упр. Закавказ. ж. д., 1, 1927.
14. Рухадзе, Гамбузия в Абхазии, Мед. параз., III, 1, 1934.
15. Сергеев П. Г., Отчет о командировке на малярийные курсы Лиги наций, Русск. журн. троп. мед., 6—7, 1929.
16. Сидоров С. А., Живородящие рыбки, М., 1930.
17. Сперанский И. И., Опыт культивирования гамбузий на Средне-азиатской железной дороге, Мед. параз., I, 3—4, 1932.
18. Сперанский И. И., Разведение гамбузий на Средне-азиатской ж. д., Бюлл. по борьбе с малярией, Ташкент, 2, 1934.
19. Эпштейн Т. И. и Дюнин А. Г., Заболевания самцов гамбузии в весеннее время (Астрахань), Мед. параз., III, 4, 1934.
20. Hildebrand S. F., Notes on the life history of the minnows *Gambusia affinis* and *Cyprinodon variegatus*, Rept. U. S. Comm. Fish. for App., VI, 3, 1917.
21. Kuntz A., Notes on the habits, morphology of the reproductive organs, and embryology of the viviparous fish *Gambusia affinis*, Bull. U. S. Bur. Fish., 33, 1913.

22. Meyer H., Investigations concerning the reproductive behaviour of *Mollienisia «formosa»*, Journ. of Genetics, 30, 3, 1938.
23. Regan, A revision of the *Cyprinodont* fishes of the subfamily *Poeciliinae*, Proc. Zool. Soc., London, part IV, 1913.
24. Seal W. P., Breediny habits of the viviparous fishes *Gambusia holbrookii* and *Heterandria formosa*, Proc. Biol. Soc., Washington, 24, 1911.
25. Turner C. L., Reproductive cycles and superfetation in poeciliid fishes, Biol. Bull., 72, 1937.
26. Turner C. L., The reproductive cycle of *Brachyraphis episcopi* an ovoviviparous poeciliid fish, in the natural tropical habitat, Biol. Bull., 75, 1, 1938.

G. V. SAMOKHVALOVA. THE EFFECT OF SUNLIGHT ON GROWTH AND SPAWNING CAPACITY IN *GAMBUSIA* AFF. *HOLBROOKII*

SUMMARY

The writer made a study of growth and spawning capacity in *Gambusia* aff. *holbrookii* in aquariums and under natural outdoor conditions in Moscow region. In was found that in laboratory aquariums *Gambusia* do not develop properly and exhibit a lowered spawning capacity. The females are only one-half or one-third as large (by weight) as those living in ponds or streams. In order to ascertain the causes of this phenomenon, a study was made of the effect of various factors on the rate of growth of young *Gambusia*, *viz.*, of the temperature of the water, number of fish per unit volume of water, and size of aquarium. A study was likewise made of the growth and spawning capacity of *Gambusia* raised in ponds and in aquariums kept during the summer in the open.

Our experiments have shown that, while the size of the aquarium, the temperature of the water, and the number of fish per unit volume of water affect the growth of *Gambusia* as of all other fish, these factors are not decisive in causing the under-development of aquarium *Gambusia*. Raised in the laboratory, even under the best conditions as regards the above-mentioned factors, *Gambusia* remain under-developed. In was noted, however, that, when the aquariums were placed in the direct sunlight, the *Gambusia* grew well and began to spawn.

Under-developed *Gambusia* transferred from laboratory conditions to natural ponds or to aquariums placed in the sun begin to grow (compensatory growth) and produce progeny of a normal quality. *Gambusia* transferred from natural ponds or from aquariums standing in the sun to ordinary laboratories continue to grow for a short period of time. This shows that under the influence of sunlight a certain reserve of energy in the form of witamin-like substances accumulates in the organizm of the *Gambusia*.

Sunlight is, therefore, one of the chief prerequisites for the normal growth and spawning capacity of *Gambusia* under natural of aquarium conditions.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1, 1941 Classe des sciences biologiques

Р. Ф. ГЕККЕР

ЗАДАЧИ ПАЛЕОЭКОЛОГИИ В РАЗРАБОТКЕ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

(*Представлено академиком* А. А. Борисяком)

1. Вопросы эволюции органического мира, ее факторов и механизма эволюционного процесса, трактовавшиеся Дарвином в его «Происхождении видов», остались злободневными до настоящего времени.

Издали может показаться, что обильные новые данные палеонтологии, полученные за последарвиновский период, должны были бы приоткрыть завесу над спорными вопросами, так как палеонтология владеет конкретными, осязаемыми доказательствами, подлинными окаменелыми документами эволюции органического мира — кому иному, как не палеонтологам, казалось бы, решать все проблемы эволюции.

На самом же деле возможности, представляемые нам палеонтологическими объектами, ограничены. Эти ограничения лежат не только в том, что вымершие организмы сохраняются не полностью, без мягких тканей, да при этом часто лишь в виде обломков скелетов, но в том, что они: 1) мертвы, и потому исключают экспериментальный к ним подход, каковым широко пользуются зоологи, в особенности, ботаники, пытаясь осветить вопросы формо- и видообразования, и селекционеры и 2) потому, что ископаемые остатки представляют уже готовый результат действия эволюционного процесса. Палеонтологу до чрезвычайности трудно по своему материалу судить о механизме эволюционного процесса.

Палеонтологический материал, в массовых количествах доставляемый ежегодно работами геологов и палеонтологов всего мира, безоговорочно доказывает, что на земном шаре, начиная с незапамятных геологических времен, происходила эволюция органического мира. Новые находки позволяют нам с большой полнотой восстанавливать отдаленные эволюционные ветви древа жизни — делать это мы можем сейчас на достаточно прочной фактической основе и с полной уверенностью в своей правоте, в особенности, если в онтогенезе вымерших форм сохраняются признаки их предков, и эти черты строения окаменевают. В более счастливых случаях мы можем прослеживать и закономерности развития отдельных признаков и эволюцию онтогенезов. Далее палеонтологический материал обрисовывает определенные направления эволюционного процесса.

Однако все перечисленное суть следствия причин, порождающих эволюционный процесс. Эти последствия окаменевают, отдельные причины же и их комбинации непосредственно не поддаются процессам фоссилизации. В этом наше — палеонтологов — несчастье.

Как ему помочь? Как сгладить недостатки палеонтологической летописи? Вполне возможен путь объяснения механизма эволюционного процесса в прошлые времена данными зоологии и ботаники, т. е. возможен

путь перенесения достижений, полученных при изучении живых объектов и, в частности, при экспериментировании с ними, на уже мертвый мир прошлого. По этому пути мы в праве итти; часть палеонтологов по нему и идет и трактует, согласно Дарвину, процессы формообразования в прошлом происходившими при участии борьбы за существование, естественного отбора и т. п. Однако такой способ действий палеонтологов и способ объяснения эволюции вымершего мира организмов не для всех будет убедительным, да и сами зоологи и ботаники им не будут удовлетворены, так как они ждут от палеонтологии большего, а именно — подкрепления данных неонтологии данными палеонтологии и выводами, на основании последних сделанными. Указанный путь использования достижений зоологии и ботаники сравнительно легок, и мы можем и должны сейчас по нему итти, ввиду трудности другого пути, но мы не должны забывать, что нам необходимо добиться того, чтобы заговорил и притом заговорил недвусмысленно по всем вопросам эволюционного учения наш собственный, палеонтологический материал. В поисках этих по возможности прямых ответов ископаемого материала на все вопросы, относящиеся к проблеме эволюции органического мира, и состоит задача палеонтологии в области разработки эволюционного учения. (Перед палеонтологией стоят, конечно, и другие задачи, о которых я здесь не говорю.)

Трудность решения наиболее глубоких вопросов эволюционной проблемы на палеонтологическом материале привела и приводит к неправильным и упрощенным представлениям о механизме эволюционного процесса: я имею ввиду ламаркистское представление и объяснение эволюции ортогенезом. Особенно удивляться этому, на мой взгляд, не приходится, так как отчетливо выступающая целесообразность строения организмов и их приспособленность к условиям существования могла привести палеонтологов к выводам о непосредственном воздействии на организмы факторов среды жизни и о прямом закреплении изменений по наследству, к выводам об эволюции в результате упражнения и неупражнения органов и исконней направленности эволюции. Дарвин иначе осветил проблему движущих сил эволюции — его решение несколько более сложное, но зато, надо думать, более правильное. В свете дарвиновского «Происхождения видов» нам необходимо пересмотреть палеонтологический материал и его доказательства эволюции со всех ее сторон.

2. Приспособленность организмов к условиям их обитания и к отправлениям жизненных функций, в большинстве случаев превосходная, пронизывающая всю их морфологию, была тем явлением в живой природе, которое всегда толкало исследовательскую мысль на подыскание удовлетворительного объяснения его возникновению.

Проблема приспособлений и целесообразности последних и сейчас представляет кардинальную проблему эволюционного учения. Эта проблема является в своей основе экологической проблемой,— потому дело палеоэкологии сделать все от нее зависящее для освещения палеонтологическим материалом темных сторон этой проблемы.

Возможности палеоэкологии как части палеонтологии являются также ограниченными (см. выше), и сама она находится еще в начале своей разработки. Но палеоэкология все же способна сделать многое: окаменелости позволяют нам судить не только о морфологии — и зачастую весьма детальной морфологии — вымерших организмов, об индивидуальном их развитии и родственных связях, но и об их образе жизни, иногда также и об их отношениях к другим организмам; совместное же рассмотрение окаменелых остатков и заключающих их горных пород и последовательности отложений позволяют судить и об абиотической среде и условиях жизни, а также и причинах гибели. Одним словом, мы можем не мало выведать относительно связи и зависи-

мости вымерших организмов от внешнего мира и значительно приблизиться к пониманию внешних факторов эволюции.

Выяснив характер и особенности приспособления вымершего организма к определенным образу и условиям жизни и отмечая в дальнейшем наступание изменений в его жизненной среде, мы можем, прослеживая, как организм реагирует на эти изменения, судить о роли последних в формо- и видообразовании. Если мы при этом и не выясним механизма появления и изменения наследственных признаков,— мы все же познаем благоприятствующие условия и стимулы видообразований. А это уже будет являться определенным достижением, так как зависимость эволюции от внешних условий признается не всеми палеонтологами и зоологами; еще меньше единодушия во взглядах на характер и степень воздействия внешних факторов.

Вопросы приспособленности вымерших организмов к биотической и физико-географической среде жизни в настоящее время обычно трактуются и решаются без детального изучения разрезов ископаемых осадков и танато- и биоценозов. Для решения этих весьма сложных и тонких вопросов требуется, однако, постановка конкретных детальных наблюдений, разработка специальных вопросов и проведение тщательных исследований.

Нас, понятно, сейчас не могут удовлетворить краткие попутные указания на экологию тех или иных форм, разбросанные в работах систематико-морфологического или стратиграфического содержания, или списки ископаемых форм и описания горных пород, содержащие окаменелости, которые дают лишь самое поверхностное представление о комплексах форм и среде их обитания.

3. Для достижения поставленных перед собой целей должны специально и детально изучаться образ жизни вымерших организмов и их отношение к другим организмам и к неорганической среде жизни, при этом эти три стороны одного и того же вопроса должны изучаться во взаимной связи, в комплексе. Отсюда вытекает необходимость изучения также и биоценозов на фоне абиотической среды их жизни. При этом отдельные вымершие организмы и биоценозы должны изучаться как в более или менее стационарных условиях, так и при изменениях этих условий, при изменениях как в пространстве, так и во времени.

Мне хочется сделать особенное ударение на необходимость выделения изучения ископаемых биоценозов: во-первых, памятуя слова Дарвина о большом значении в эволюции отношений между организмами, т. е. о значении биотической составляющей внешних факторов жизни; во-вторых, делать это необходимо потому, что изменения одних компонентов биоценозов должны были тянуть за собой изменения и других, и, в-третьих, я считаю необходимым делать упор на изучение ископаемых биоценозов еще по следующей причине. Нам приходится прибегать ко всем доступным способам для того, чтобы понять вымершую форму: бывает, что ее морфология недостаточно красноречиво говорит за себя и об образе жизни животного, но другие компоненты биоценоза, в который эта форма входила, способны пролить на нее свет. Утрируя эту мысль и перефразируя известную поговорку, я бы считал возможным сказать отдельным компонентам каких-нибудь ископаемых биоценозов следующее: «Скажите мне, в какие биоценозы вы входили, и я вам скажу, как и в каких условиях вы жили!».

4. Поставленные указанным образом палеоэкологические исследования, имеющие целью приблизить нас к пониманию зависимости организмов и их эволюции от факторов внешнего мира, позволят выяснить или подойти вплотную к разрешению большого числа вопросов. Большая часть из них остается очень мало или совершенно не разработанной —

здесь огромное, интереснейшее и благодарнейшее поле деятельности для исследовательской мысли.

Палеонтологический институт Академии Наук СССР (ПИН) является первым в Союзе, где систематически стали ставиться палеоэкологические исследования; сделано нами, естественно, пока еще чрезвычайно мало по сравнению с тем, что предстоит сделать.

Ниже я перечислю отдельные вопросы палеоэкологии и смежные с ними и укажу, которыми из них мы занимались (притом я буду говорить почти исключительно о беспозвоночных); материал по многим вопросам у отдельных сотрудников ПИН накапливается попутно с писанием монографий по отдельным группам животных, но еще не претворен в специальные работы.

a. Вопросы биостратономии или закономерностей захоронения ископаемых остатков. Совершенно новая, специальная отрасль знаний, без учета данных которой, освещающих условия захоронения и часто и смерти, нельзя правильно реконструировать прошлую жизнь, восстанавливать прижизненные комплексы форм. Этот круг вопросов по отношению к позвоночным в институте разрабатывается И. А. Ефремовым. В настоящее время Ефремов его расширил, объединил под новым наименованием «тафономии» [16]; сюда же относятся мои, отчасти опубликованные, материалы по закономерностям захоронения населения девонского и карбонового морей Русской платформы и специальный очерк о Каратауском местонахождении юрской фауны и флоры, в котором я по самым различным признакам и по особенностям захоронения органических остатков пытаюсь дать картину жизни в юрском озере и по его берегам. Произведенная попытка реконструкции жизни и смерти показала, что мы почти ничего не знаем о современных условиях гибели, захоронения и консервации животных и растений, не говоря уже о геологическом прошлом; здесь перед нами большое, мало тронутое поле деятельности для сравнительных исследований.

b. Вопросы образа жизни вымерших организмов, устанавливаемые на основании: 1) их морфологии, 2) особенностей других компонентов тех же биоценозов, бросающих свет на интересующие нас формы, и 3) на основании данных литологии, отражающих не только характер осадков, но и гидрологический режим водоема (в случае анализа водных форм).

Вопросы образа жизни тесно связаны с вопросами формы и функции.

По этим вопросам мы делаем еще очень мало. Мы выхватываем пока, что вполне естественно, наиболее в этом отношении броские и потому легко расшифровываемые объекты. Сюда относятся статья Т. Г. Сарычевой [26] об образе жизни некоторых продуктид, некоторые данные Е. А. Ивановой об образе жизни спириферид, А. Н. Сокольской [27] о некоторых девонских брахиоподах, материалы Е. Д. Сошкиной [28] по некоторым кораллам; работа Б. Б. Родендорфа о летных качествах различных ископаемых двукрылых и об эволюции крыла [24], его же реконструкции ландшафтов, растительности и климатических особенностей юрского и третичного возраста на основании группового состава и биологии ископаемых насекомых [22, 23]. Сюда относится анализ Е. Д. Конжуковой — морфологии каменноугольных плеченогих *Gigantella* [17, 20], мои реконструкции образа и условий жизни своеобразных форм силурийских и девонских иглокожих на основании их морфологических особенностей [11, 12], моя специальная статья о явлениях прирастания и прикрепления среди девонских беспозвоночных и водорослей [6] и другие данные и материалы об обитателях палеозойских морей [1, 5, 7, 9, 10].

В связи с этими вопросами можно отметить и мои исследования над следами вымерших животных — этими «особым шифром зашифро-

ванными», остававшимися непрочтенными страницами палеонтологической и геологической летописи [2, 3, 7—9].

c. Ископаемые биоценозы и танатоценозы вообще в работах по кораллам, мшанкам и брахиоподам указываются, однако, недостаточно четко; эти вопросы остаются недостаточно проработанными (в особенности это касается биоценозов). Здесь отмечу выделявшиеся мною биоценозы в населении верхнедевонского и нижнекарбонового морей (Ленинградской области) [5, 7—10] и специально укажу на иллюстрированный в Палеонтологическом музее специфический биоценоз скалистого дна девонского моря, состоящий из форм, прекрасно приспособленных к жизни в условиях очень неспокойной водной среды. Биоценозами аммонитов перми специально занимается С. В. Максимова.

d. Установление конкретной связи между отдельными вымершими организмами удается довольно редко, и лишь в тех случаях мы можем о ней с определенностью говорить, когда эта связь уже приобретает формы тесного сожительства того или иного порядка (о последних скажу несколько позже).

e. Фациальная связанность; эври- или стенофациальность отдельных форм и вытекающие отсюда выводы относительно причин отсутствия различных форм в определенных фациях и, далее, о возможных причинах их гибели. Эти вопросы нашли интересное освещение у Е. А. Ивановой [18, 19], они отчасти освещены Е. Д. Сошкиной [28] (девонские кораллы), более обще трактуются у Т. А. Добролюбовой (каменноугольные кораллы), Т. Г. Сарычевой [25] (каменноугольные брахиоподы) и в некоторых других работах. Этому кругу вопросов специально посвящена работа С. В. Максимовой и А. И. Осиповой [21] (о фациальной связанности биоценозов с аммонитами артинского времени); этим вопросам много внимания уделял и я — при изучении населения девонского и каменноугольного морей Русской платформы.

f. О вопросах густоты и разреженности поселений вымерших форм и возможном перенаселении определенных участков, с вытекающими отсюда последствиями, подчеркнутыми Дарвином, мы пока мало думаем; то же и о границах горизонтального распространения отдельных форм, могущих быть использованными в целях разграничения отдельных видов. В этой связи необходимо отметить проводимый Е. А. Ивановой количественный учет (по методу геоботаников) собираемых и обрабатываемых ею остатков каменноугольных организмов.

g. Далее следует большой круг вопросов, касающийся изменчивости вымерших организмов и ее связи и зависимости от факторов внешней среды. Разработка этих вопросов подводит нас вплотную к проблеме формообразования.

Изменчивость наблюдается у представителей всех изучаемых в ПИН групп беспозвоночных, но она оказывается совершенно различной у различных родов и видов одной и той же систематической группы, живших совместно, казалось бы, в совершенно одинаковых условиях. Такие интересные данные прослежены у кораллов каменноугольного моря (Т. А. Добролюбова и Н. В. Кабакович). В других случаях изменчивость, притом признаков определенного порядка, хорошо гармонирует с изменениями условий жизни (см. специальную работу Е. Д. Конжуковой по гигантеллам).

h. Следующим на очереди стоит вопрос о связи формообразования с изменениями во внешней среде и вопрос о темпах формообразования и их отношение к темпам изменений в среде жизни,— вопрос, весьма любопытный и не так уж трудно разрешимый при наличии обильного, хорошо изученного материала из детально фаунистически и литологически освещенной толщи осадков.

Этому вопросу специальное внимание было уделено Е. А. Ивановой, и по этим же вопросам накапливается материал у других работников ПИН — Б. Б. Родендорфа, В. Е. Руженцева, Е. Д. Сошкиной, Т. А. Добролюбовой, М. И. Шульги-Нестеренко, А. Н. Сокольской, А. Г. Эберзина — соответственно по насекомым, аммонитам, кораллам, мшанкам, брахиоподам и пелециподам.

i. Еще один очень важный в теоретическом отношении вопрос о степени направленности формообразования в отдельных генетических ветвях, о выдержанности этой направленности на всем протяжении развития ветви или об изменении в направлении эволюции в связи с колебаниями в направлении изменений среды жизни. Этот вопрос еще не получил должного освещения в работах сотрудников ПИН.

k. И по последним двум вопросам — о коррелятивных изменениях, а также конвергенции и ее причинах — материал подбирается, но пока также сделано еще лишь кое-что.

Таков довольно длинный перечень вопросов, систематическая разработка которых несомненно во многом поможет уяснению вопроса об эволюции органического мира.

5. Далее я остановлюсь на вопросе о миграциях. Для понимания условий и образа жизни вымерших организмов и тем самым для понимания хода эволюции очень много дают миграции целых ископаемых фаун, флор, биоценозов или отдельных видов.

Недавно в отчетном докладе в биоотделении акад. И. И. Шмальгаузен говорил о грандиозных экспериментах, которые получаются в настоящее время у нас в природных условиях при затоплении подпруженными водами крупных рек больших пространств суши. Шмальгаузен призывал биологов воспользоваться этими экспериментами для наблюдения над тем, что будет происходить с миром животных в измененных условиях.

Подобными «экспериментами», притом значительно более грандиозными, полна вся геологическая история — она состоит из непрерывной череды таких «экспериментов», которые природа ставила над организмами минувших морей и суши, заставляя их мигрировать в другие места вместе с перемещавшимися фациями и поясами жизни, заставляя приспособляться к новым условиям, изменяться или погибать.

Выяснение условий, при которых подобные «эксперименты» в прошлом происходили, поможет пониманию того, что̀ являлось причиной изменений, наступавших в животном и растительном мире. Задача палеоэколога — восстановить условия, причины по сохранившимся в ископаемом состоянии последствиям, результатам таких «экспериментов». Наоборот, задачей наших биологов является сейчас предсказание,— при известных, заданных наперед условиях,— что станет, например, с фауной рыб Волги и Каспия при отводе части волжских вод и при подъеме их в других местах.

Я бы затруднился сказать, которая из этих задач является более трудной,— задача палеонтолога или биолога. Мне сдается, что в данном случае возможности того и другого в смысле получения ответа на эти вопросы, противоположные по своему направлению, более или менее равны.

Миграциям фаций и перемещениям связанных с ними комплексов форм я уделил много внимания при выяснении экологии населения верхнедевонского и нижнекаменноугольного морей на территории нынешней Ленинградской области. Этим вопросам посвящена большая выставка в нашем музее.

6. Изучение миграций вымерших организмов не только выясняет тесную связь последних с определенными жизненными условиями, но свидетельствует также о про-

исходившем отборе. Переживание во время таких крупных событий одних форм и гибель других говорит о естественном отборе (элиминации) — гибели неприспособленных или плохо приспособленных видов и переживании приспособленных. В этом отношении очень показателен один момент (начало шелонского века) в истории верхнедевонского моря на территории Главного поля. Часть моря замкнулась, превратилась в лагуну, которая стала засолоняться. Новые формы в лагуну не проникли, большинство старых погибло, но часть старых, оказавшаяся способной приноровиться к изменившимся условиям, продолжала здесь существовать, причем достигла значительного численного увеличения за счет исчезнувших видов.

7. Это происшествие, имевшее место в девонском море, иначе, как естественным отбором, не назовешь. Что же касается творческой роли естественного отбора в процессе совместного действия изменчивости, наследственности и борьбы за существование, то его значительно труднее безоговорочно доказать на ископаемом материале. Потому палеонтологическая исследовательская мысль должна сосредоточить свое внимание на освещении этой узловой проблемы дарвинизма. В этой связи палеоэкологу необходимо изучить сравнительно нечасто наблюдаемые конкретные примеры внутривидовой и межвидовой борьбы за существование и различные формы сожительства отдельных организмов, проявляющиеся в явлениях паразитизма, симбиоза и т. п.

Мною собран и лишь отчасти описан материал по этим вопросам весьма почтенного возраста: происходит он из нижнесилурийского и верхнедевонского морей. Многие морские беспозвоночные, лишенные способности передвижения, пожизненно неразрывно связаны с субстратом, на котором они поселились после прохождения личиночной стадии развития. На них, так же как и на наземных растениях, особенно отчетливо может быть прослежена борьба за место жизни и ясны последствия этой борьбы.

Мною описаны в работе «Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного поля» скученные поселения брахиопод и те патологические изменения, которые одни особи причиняли другим; многие особи при этом несомненно гибли. Различные явления сожительства, наблюдавшиеся мною среди силурийской и девонской фаун, иллюстрируют случаи коменсализма (т. е. пользования остатками стола хозяина), мутуализма (т. е. случаи обоюдных услуг) и паразитизма — соответственно у червей, кораллов, плеченогих и мшанок [1, 6, 7].

Случаи эти очень показательны, и они нас сильно приближают к пониманию взаимоотношений, существовавших в прошлые времена между отдельными организмами, — взаимоотношений, значение которых подчеркивал Дарвин и которые должны были сказаться на эволюции органического мира.

Палеонтологический институт
Академии Наук СССР

Поступило
3. VII. 1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Геккер Р. Ф., Палеобиологические наблюдения над нижнесилурийскими беспозвоночными, I, Ежегодн. Русск. палеонт. общ., VII, 1927.
2. Геккер Р. Ф., К находке Rhizocorallium в волховском девоне, Ежегодн. Русск. палеонт. общ., VIII, 1929.
3. Геккер Р. Ф., Положения и инструкция для исследований по палеоэкологии, Изд. Сев.-Зап. геол. разв. треста, 1933.
4. Геккер Р. Ф., К палеогеографии девона Русской платформы, Изв. Гос. географ. общ., LXVI, 3, 1934.

5. Геккер Р. Ф., К этологии и экологии населения верхнедевонского моря (Главное девонское поле), Ежегодн. Всеросс. палеонт. общ., X (1931—1933), 1935-a.
6. Геккер Р. Ф., Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного поля (Очерки по этологии и экологии населения палеозойских морей Русской платформы, I), Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР, IV, 1935-b.
7. Геккер Р. Ф., Жизнь в девонском море. (Палеоэкология девона Ленинградской обл.), Изд. Палеозоол. музея АН СССР, 1935-c.
8. Геккер Р. Ф., Палеоэкология верхнего девона и нижнего карбона Русской платформы (Ленинградская обл.) и постановка систематических палеоэкологических исследований в СССР, Тр. XVII сессии Междунар. геолог. конгресса 1937, Рукопись.
9. Геккер Р. Ф., К постановке палеоэкологического изучения нижнего карбона Ленинградской обл., Материалы по регион. и прикл. геологии Ленобласти и Карельской АССР, сб. 2 Лен. геол. треста, 1938.
10. Геккер Р. Ф., Работы Карбоновой палеоэкологической экспедиции в 1934—1936 гг., Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1940-a.
11. Геккер Р. Ф., Carpoidea, Eocrinoidea и Ophiocistia нижнего силура Ленинградской обл. и Эстонии, Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, IX, 4, 1940-b.
12. Геккер Р. Ф., Agelacrinites из девона Русской платформы, Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, IX, 4, 1940-c.
13. Геккер Р. Ф., Отложения Главного девонского поля, его фауна и флора, Фауна Главн. девонск. поля, I, Изд. Палеонт. ин-та АН СССР, 1941-a (в печати).
14. Геккер Р. Ф., Каратауское местонахождение фауны и флоры юрского возраста, Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, 1941-b (в печати).
15. Добролюбова Т. А., Стратиграфическое распределение и эволюция кораллов Rugosa среднего и верхнего карбона Подмосковного бассейна, Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, 1941 (в печати).
16. Ефремов А. И., Тафономия — новая отрасль палеонтологии, Изв. АН СССР, сер. биолог., 3, 1940.
17. Железкова В. Н. и Конжукова Е. Д., Опыт биологического исследования нижнекаменноугольных продуктид Селижаровского района, Изв. АН СССР, сер. биолог., 2, 1939.
18. Иванова Е. А., О проявлениях естественного отбора на распространении и развитии некоторых брахиопод в карбоне Подмосковной котловины, Изв. АН СССР, сер. биолог., 1, 1941.
19. Иванова Е. А., К биостратиграфии среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины, Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, 1941-в (в печати).
20. Конжукова Е. Д., Морфология продуктид (Gigantella) нижнего карбона Подмосковного бассейна в зависимости от фациальных условий, Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, 1941 (в печати).
21. Максимова С. В. и Осипова А. И., Фациальное распределение верхнепалеозойских аммоней и сопровождающей их фауны в разрезе р. Юрезани (Ю. Урал), 1940, Рукопись.
22. Родендорф Б. Б., Юрские двукрылые Каратау, I, Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, VII, 3, 1938.
23. Родендорф Б. Б., О миоценовой фауне насекомых окрестностей г. Ворошиловска, «Природа», 12, 1939.
24. Родендорф Б. Б., Эволюция крыла и филогенез длинноусых двукрылых Oligoneura, Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, 1941 (в печати).
25. Сарычева Т. Г., Нижнекаменноугольные продуктиды Подмосковного бассейна (роды Striatifera, Linoproductus и Cancrinella), Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР, VI, 1, 1937.
26. Сарычева Т. Г., О брахиоподовой фауне некоторых мелководных отложений нижнего карбона Подмосковного бассейна, Изв. АН СССР, сер. биолог., 2, 1940.
27. Сокольская А. Н., Эволюция рода Productella и смежных с ним форм в палеозое Подмосковной котловины, Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, 1941 (в печати).
28. Сошкина Е. Д. и Добролюбова Т. А., Эволюция кораллов Rugosa, Изв. АН СССР, сер. биолог., 1, 1941.

R. F. HECKER. THE TASKS OF PALECOLOGY IN DEVELOPING THE PROBLEM OF EVOLUTION IN THE ORGANIC WORLD

SUMMARY

Paleontological materials yield only limited possibilities of solving the problem of organic evolution and its factors and of the mechanism of the process of evolution. This is caused: 1) by their being dead, which excludes experiments widely applied by zoologists, botanists and selectionists to elucidate the problems of species-formation, and 2) by their representing a ready result

of evolution. It is by these results the consequences of certain processes that we must reveal their causes.

The way open to paleontologists and often followed by them is to apply data obtained by zoologists and botanists to the dead world of the past in order to explain the mechanism of the evolutionary process in the past. However, this method is not always convincing; we have to make our own paleontological material to speak unequivocally of all the problems of evolution possible. The difficulty of it has often called forth incorrect and simplified ideas of the factors of evolution (Lamarckism, orthogenesis).

The problem of adaptations, being the fundamental one of the theory of evolution, is essentially an ecological problem. Therefore, it is the task, of palecology to make all possible efforts to throw light on the obscure points of this problem, using fossil material. Having made clear the character of the adaptation of an extinct organism to a certain mode of life and environment, we can trace how this organism responds to observed changes of environment, and estimate their rôle in the species-formation. Even if we shall not be able by this procedure to explain the mechanism of origin and changes of hereditary characters, we shall know the favourable conditions and stimuli of species-formation. To this purpose theoretical ecological deductions are by far not sufficient; a special detailed study of the mode of life of extinct organisms and of their relations to other organisms and to their inorganic environment is required special attention being due to the biocenoses. These problems must be studied as a whole, in more or less static conditions of environment, as well as in changing ones in time and space. A detailed study of biocenoses is especially important 1) in view of the great significance of biotic factors in the evolution of the organic world, 2) because changes of some components of biocenoses must have caused changes of others, and 3) because the study of some components may throw light on others, as to their mode of life and conditions of existence.

In the present paper a number of palecological problems and allied questions which require special study are cited, and the works are recorded which have been or are now being done in the Paleontological Institute of the Academy of Sciences of the USSR. These are: 1) problems of biostratonomy, or of the regularities of fossil entombment; 2) mode of life of extinct organisms, as inferred from a) their morphology; b) the peculiarities of other components of the same biocenoses, throwing light on forms which interests us; c) the lithological data, reflecting not only the character of the sediment, but also the hydrological regime of the reservoir if aquatic forms are being studied; 3) fossil biocenoses and thanatocenoses; 4) establishment of concrete connections between separate extinct organisms; 5) facial connections; eury- and stenofacial forms; causes of the absence of different forms in definite facies and the possible causes of their destruction; 6) density and sparseness of extinct form settlements, and possible overpopulation of certain areas; 7) variability of extinct organisms, and its dependance on factors of environment; 8) connection of the species-formation with changes of environment, and rate of species-formation, as related to the rate of changes of environment; 9) the extent of tendency of species-formation in different genetic lines, its constancy during the whole period of development of a branch, and changes in the direction of evolution, in connection with fluctuations in the direction of environment changes; 10) correlative changes, as well as convergence and its causes.

Further it is pointed out that migrations of species, biocenoses, and whole fossil faunas and floras are very important for the understanding of the conditions and the mode of life of extinct organisms, and hence for an understanding of the course of evolution itself. These migrations, of which geological history is full, are the results of vast «experiments» made by nature on the organisms of seas and land in the past. An understanding of conditions which accompanied such «experiments» in the past, will help to understand

the causes of changes in the animal and plant world. The task of the palecologist is to reconstruct the conditions of such «experiments» from their fossil results. The study of migrations of extinct organisms explains not only their close connections with definite conditions of life, but also reveals the process of natural selection, the destruction of forms insufficiently or not at all adapted and the survival of the fittest. It is much more difficult to prove indisputably on the basis of paleontological material the creative rôle of selection in the process of appearance of new forms; therefore we must concentrate our research efforts on the elucidation of this cardinal problem of Darwinism. Here the palecologist has to study the comparatively rarely observed cases of intra- and interspecific struggle for existence and the different forms of cohabitation of individual organisms, such as observed in parasitism, symbiosis etc.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1, 1941 Classe des sciences biologiques

Е. А. ИВАНОВА

О ПРОЯВЛЕНИЯХ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА НА РАСПРОСТРАНЕНИИ И РАЗВИТИИ НЕКОТОРЫХ БРАХИОПОД В КАРБОНЕ ПОДМОСКОВНОЙ КОТЛОВИНЫ

(*Представлено академиком* А. А. Борисяком)

Палеозойские брахиоподы очень широко распространены в морских отложениях. И в тех случаях, когда имеется налицо непрерывная серия морских осадков, отлагавшаяся в течение продолжительного времени (как, например, в подмосковном карбоне), брахиоподы могут служить прекрасным материалом для изучения законов эволюции.

Согласно принципу тройного параллелизма Геккеля, на брахиоподах с особой полнотой можно использовать палеонтологический метод изучения филогенеза, косвенно пользуясь двумя остальными — сравнительно-анатомическим и эмбриологическим.

В конкретных условиях карбона Подмосковного бассейна на фауне брахиопод почти исключается фактор неполноты геологической летописи в отношении непрерывности сохранения остатков во времени.

Занимаясь в течение нескольких лет изучением каменноугольных брахиопод Подмосковной котловины, я смогла выяснить их распределение как на пространстве котловины, так и во времени — на протяжении средней и верхней эпох периода и наметить некоторые филогенетические соотношения.

Изучение распространенности каждого вида по разным фациям на территории котловины, согласно принятому мною способу количественного учета фауны (1937), позволяет подметить некоторые интересные детали и наводит на мысль о связи распространения и развития фауны с изменением условий ее существования как физико-географических, так и биотических.

Правда, в настоящее время мы не располагаем исчерпывающим материалом в отношении литологии и палеоэкологии, так как соответственных детальных исследований по всему бассейну не производилось. Поэтому те небольшие примеры, которые приводятся здесь, следует рассматривать лишь как опыт, как первую попытку дать не только статическое описание подмосковной фауны, но и познать взаимосвязь организма и среды на конкретном материале.

Описание жизни самого бассейна каменноугольного периода, смена фаций на пространстве котловины в отдельные моменты его истории, распределение всего комплекса фауны и развитие отдельных групп подробно освещены мною в другом месте (1939). Вследствие этого я не буду описывать здесь, какие именно изменения происходили в режиме бассейна, какие породы их характеризуют и какие биоценозы приурочены к тем или иным фациям. Все это можно найти в указанной выше работе. Здесь же я затрагиваю только один небольшой момент обширного и сложного

процесса и из всего разнообразия изученной брахиоподовой фауны остановлюсь всего лишь на некоторых примерах.

Начну с Chonetes carboniferus Keys. Это — маленькая тонкостворчатая раковина, не обладающая никакими резкими скульптурными украшениями, имеет довольно древнюю историю: представители рода Chonetes известны уже из силура.

Вид Chonetes carboniferus появляется впервые в среднем карбоне. Корни его следует искать в верхах нижнего карбона, которые в Подмосковной котловине отсутствуют, и потому этот вид встречается здесь сразу в массовом количестве.

В начале филогенетического развития представители Ch. carboniferus наибольшим распространением пользуются в отложениях мергелистых пород. В отложениях других пород они почти отсутствуют. Это указывает, по моему мнению, на то, что они имели в это время узкую нишу, т. е. представляли стенофациальную форму. Этот экологический характер формы наблюдается в течение довольно долгого времени — в период наступания среднекаменноугольного моря, существования бассейна с повышенной соленостью и углубляющегося более или менее спокойного бассейна (C^1_{II}, C^2_{II} и C^3_{II}), т. е. в течение большей части среднего карбона. Приблизительно с начала мячковского века (C^4_{II}) мы находим представителей Chonetes carboniferus в отложениях любых фаций морского дна. Чем объяснить это явление? Наиболее вероятным мне представляется такое объяснение: очевидно, среди организмов Chonetes carboniferus за период их существования от начала среднего карбона, путем медленного действия естественного отбора, образовалась физиологическая разность, способная существовать в разнообразных фациальных условиях. Это их свойство не отразилось, однако, на морфологии раковины, и морфологически мы сейчас не можем различить эти разности. Расширению экологического ареала Chonetes carboniferus в мячковское время способствовало, возможно, еще и то обстоятельство, что режим бассейна этого времени был неблагоприятен для целого ряда форм[1], и они мигрировали из южного крыла, освободив тем самым место, т. е. уменьшив конкуренцию.

Помимо физиологической разности, у Ch. carboniferus время от времени возникали и морфологические отклонения-разновидности (var. longa, var. lata). Однако эти отклонения не представляли особых преимуществ для организма в борьбе за существование, и обладающие ими организмы быстро вымирали при изменении условий; находим же мы их только потому, что непрерывные отложения на дне одного бассейна сохранили нам остатки не только жизнеспособных организмов, вышедших победителями и широко распространившихся, но и менее приспособленных, быстро вымерших.

К концу среднего отдела карбона в Подмосковной котловине происходили большие изменения режима бассейна, усилившиеся с наступлением верхнекаменноугольного времени: открытый бассейн с чисто известковыми осадками стал заноситься терригенным материалом; колебания уровня приводили к значительным обмелениям. Изменение условий существования было очень сильно и создавало обширное поле для широкого действия естественного отбора. Это — период «усиленного видообразования» — период адаптивной радиации. В эти периоды каждое случайно возникшее наследственное изменение могло оказаться удобным для его обладателя при большом разнообразии условий существования, при частой их смене и закрепиться в процессе отбора. В начале этого периода (конец C^1_{II}) появляются разности Chonetes carboniferus со всеми возможными (для этого вида) неровностями раковины (var. aurita, var. sinuata). Эти формы,

[1] Choristites группы trautscholdi Stuck., Neospirifer и др.

однако, оказываются мало жизнеспособными и при новом изменении условий быстро вымирают, уступая место более крупным адаптивным уклонениям. Так возникли группы Chonetes uralicus Moell. и Chonetes mesolobus N. et P. Лучшее приспособление этих новых групп мне представляется в образовании большей волнистости лобного края вследствие наличия глубокого синуса и более резких струек. В дальнейшем биологически прогрессировала только группа Chonetes uralicus — формы, наиболее выпуклой из всех Chonetes, существовавших в начале верхнего карбона.

Объяснение преимущества волнистой смычной линии следует, по-моему, искать в удлинении лобного края и возможности для раковины меньше приоткрывать створку без ущерба для количества проходящей воды. Почему в это время для раковины Chonetes было невыгодно сильно раздвигать створки,— сказать сейчас трудно. Возможно, тут играло роль большое количество взвешенного в воде терригенного материала, который мог попасть внутрь раковины и который как раз наблюдается в этих отложениях[1]. Таким образом, новые виды оказались более приспособленными даже и к условиям, наиболее оптимальным для Chonetes carboniferus. Большая же выпуклость Chonetes uralicus в сравнении с Ch. carboniferus и группой Ch. mesolobus препятствовала, повидимому, занесению илом; этим, возможно, объясняется в конечном итоге победа Ch. uralicus в борьбе за существование.

Таким образом, Chonetes carboniferus был вытеснен более приспособленными, происшедшими от него видами, но это случилось не сразу, а на протяжении почти целого горизонта (C^{0}_{III}). Биологический регресс Chonetes carboniferus выразился прежде всего в том, что он был вытеснен другими, более приспособленными формами — Chonetes uralicus — из известковых фаций и стал выживать лишь в оптимальных для себя условиях, т. е. в мергелистых фациях. Таким образом, он как бы опять стал стенофациальной формой. Но даже и в оптимальных для себя условиях Chonetes carboniferus стал вымирать, на что указывает нахождение в захороненном состоянии большого количества особей разного индивидуального возраста. Его вытеснил отсюда Chonetes mesolobus.

Могут спросить, почему я считаю, что во всех приведенных случаях действовал именно фактор естественного отбора? Может быть, здесь просто непосредственное воздействие окружающих условий, о котором говорят ламаркисты? Непосредственное наличие естественного отбора трудно доказуется не только на ископаемом материале, но даже и на современном, в условиях эксперимента. Так что взять какой-либо образец и сказать — здесь действовал естественный отбор,— мы, конечно, не можем. Мы можем видеть его проявления лишь по результатам, путем сопоставления и т. д.

В каменноугольное время, так же как и теперь, происходила борьба за жизнь, за существование и притом особенно острая внутривидовая и между видами одного рода. Доказательством этого могут служить часто наблюдающиеся случаи прижизненного повреждения раковины брахиопод на разных стадиях роста, указывающие на тесноту поселения брахиопод (1936, табл. 1, фиг. 30—31). Поэтому, пока у Chonetes carboniferus не было близких конкурентов, он существовал, когда же они появились в верхнем карбоне, они стали его вытеснять; это указывает на то, что новые

[1] Сходное объяснение дает Шмидт. Semper (1899) объяснял конвергентное появление зубчатого лобного края у различных брахиопод (Martinia, Athyris, Dielasma) тем, что, благодаря этому, обе створки друг друга схватывают и крепче сохраняют связь. Обладая случайным материалом из одного пункта (Palazzo Adriana) он мог только сделать вывод, что описанное явление определенно указывает на влияние внешних условий, но не мог решить, в чем же именно состоит это влияние. Раньше него Вааген (1886) сходные явления объяснял «внутренним законом», заложенным в организме.

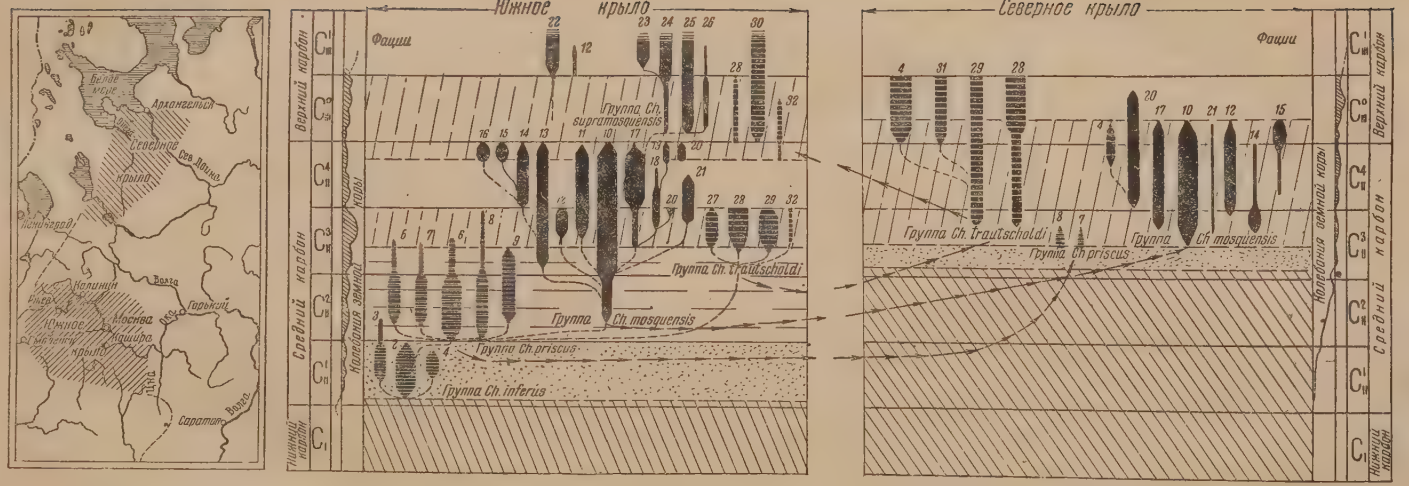
формы — Ch. uralicus — оказались более приспособленными и потому вышли победителями.

Однако не все виды брахиопод реагировали на изменение внешних условий описанным выше способом. Детальные исследования подтверждают, таким образом, положение Дарвина о том, что его теория не предполагает одновременного или одинакового изменения всех обитателей какой-либо области (1939, стр. 540).

В качестве примера возьму на этот раз представителей обширного рода Choristites. В прошлом веке почти всех хористит объединяли под видовым названием Spirifer mosquensis, которого со времени Мурчисона считали руководящим для московского (среднего) отдела карбона. Новейшие исследования показали, что этот сборный вид представлен несколькими группами — пучками видов. Каждая группа объединяет несколько видов, тесно между собою связанных морфологически, что указывает на их близкие генетические отношения. В то же время они несут хорошо выраженные родовые признаки, отчетливо их обособляющие от представителей других родов из среднего карбона.

В подмосковном среднем карбоне первые Choristites относятся к небольшой группе Chor. inferus Ivan. Представители этой группы имеют еще некоторые черты, связывающие их с родом Spirifer (Иванов и Иванова, 1937), и генетически тесно связаны с группой Spirifer bisulcatus Sow., развитой в верхах нижнего карбона. Группа Chor. inferus встречается только в отложениях, хотя и морских, но богатых терригенным материалом (верейский горизонт C^1_{II}). С наступлением в Подмосковной котловине условий неглубокого бассейна с повышенной соленостью (каширский горизонт C^2_{II}) группа Chor. inferus вымирает — найдены только единичные экземпляры. На востоке же от котловины в области современного Поволжья, где основание C^2_{II} мало отличается фациально от C^1_{II}, — представители этой группы существуют несколько дольше. На смену Chor. inferus путем радиации возникает несколько видов другой группы — Chor. priscus Eichw. Между различными видами группы Chor. priscus и их разновидностями здесь можно найти большое количество переходных форм. Изменения, приведшие к образованию этих групп, едва ли можно считать ароморфозом; скорее всего они имеют идиоадаптивный характер. Представители группы Chor. priscus быстро распространяются и скоро достигают господствующего положения как по числу видов, так и экземпляров. К концу каширского времени, когда условия опять начинают меняться, появляются редкие индивидуумы Chor. sowerbyi — первого представителя третьей группы Chor. mosquensis.

Смена условий существования в связи с изменением общего режима бассейна на границе каширского и подольского горизонтов усилила борьбу за существование, чем способствовала широкому развитию группы Chor. mosquensis и привела к вымиранию группу Chor. priscus. Особенно сильное видообразование наблюдается в этой группе с середины подольского века и затем после некоторого периода стабилизации — в конце мячковского. Последний период видообразования у группы Chor. mosquensis соответствует глубоким изменениям в режиме бассейна и характеризуется возникновением нескольких новых форм (Chor. tashenkensis A. et E. Ivan., Chor. loczyi van. transversalis A. et E. Ivan.). Эти данные указывают, что здесь отнюдь не замечается так называемого «старения» вида, а в то же время как основная форма Chor. mosquensis, так и ее разновидности оказались неприспособленными к продолжающимся изменениям условий существования и вымерли, не перейдя в отложения верхнего карбона. Однако вымирание это было катастрофичным только в тех частях бассейна, где смена физико-географических условий была резкой, т. е. в южной части Подмосковной котловины. На севере же (в бас. Сев. Двины и Пинеги) граница среднего и верхнего карбона не сопровожда-



1. Группа «Spirifer» bisulcatus Sow. *2.* Ch. inferus Ivan. *3.* Ch. inferus Ivan. var. teshewi A. et E. Ivan. *4.* Ch. nov. sp. *5.* Ch. uralicus Leb. var. brevicula A. et E. Ivan. *6.* Ch. priscus Eichw. *7.* Ch. priscus Eichw. var senilis A. et E. Ivan. *8.* Ch. radiculosus A. et E. Ivan. *9.* Ch. radiculosus var. aurita A. et E. Ivan. *10.* Ch. sowerbyi Fisch. *11.* Ch. sowerbyi Fisch. var. alata A. et E. Ivan. *12.* Ch. densicostatus Ivan. *13.* Ch. trigonus Ivan. *14.* Ch. loczyi Chao. *15.* Ch. loczyi Chao var. transversalis A. et E. Ivan. *16.* Ch. tashenkensis A. et E. Ivan. *17.* Ch. mosquensis Fisch. *18.* Ch. mosquensis var. latiangulata A. et E. Ivan. *19.* Ch. mosquensis var. longiuscula A. et E. Ivan. *20.* Ch. mosquensis var. solida A. et E. Ivan. *21.* Ch. dilatatus Fisch. *22.* Ch. poststriatus Nik. *23.* Ch. supramosquensis Nik. *24.* Ch. supramosquensis var. magna A. et E. Ivan. *25.* Ch. norini Chao. *26.* Ch. norini Chao var. russiensis. A. et E. Ivan. *27.* Ch. globulosus Ivan. *28.* Ch. jigulensis Stuck. *29.* Ch. trautscholdi Stuck. *30.* Ch. trautscholdi Stuck. var. cinctiformis Stuck. *31.* Ch. jigulinoides Stuck. *32.* Ch. shantungensis Ozaki

Толщина изображения видов указывает на относительное количество экземпляров. Сплошной линией соединены разновидности. Пунктиром указаны предполагаемые генетические соотношения. Стрелки указывают направление миграции.

I. Известковые осадки, большей частью обломочные (отложения открытого бассейна с течениями). II. Чередование известковых и глинистых осадков (отложения углубляющегося бассейна). III. Чередование доломитовых, глинистых и известковых осадков (отложения бассейна с повышенной соленостью). IV. Чередование песчано-глинистых и известковых осадков (прибережно-морские отложения). V. Конгломераты, пески, глины или отсутствие осадков (континентальный период)

лась резким изменением фаций, и представители группы Chor. mosquensis поднимаются там выше этой границы (фиг. 1). Отдельные единичные представители той же группы встречены были еще выше даже и в центральных частях бассейна (Гжель — Chor. densicostatus). Вытесняя Chor. mosquensis, в верхнем карбоне развивается группа Chor. supramosquensis, которая может считаться характерной для верхнего карбона.

В заключение краткого обзора истории развития рода Choristites в Подмосковной котловине остается сказать несколько слов о группе Chor. trautscholdi Stuck. Представители этой группы называются иногда «самарскими» хориститами, по месту, откуда они были впервые описаны Штукенбергом, и очень интересны по своей экологии.

В Подмосковном бассейне они появляются впервые в подольском горизонте, представляя идиоадаптивную ветвь от группы Chor. priscus. В это время в южном крыле котловины господствовали условия, способствовавшие образованию мергелистых осадков, которые, очевидно, и благоприятствовали обособлению и распространению группы Chor. trautscholdi. Однако в дальнейшем, в мячковское время, условия бассейна здесь изменились, и представители группы Chor. trautscholdi оказались к ним неприспособленными и были вытеснены в первую очередь более приспособленной группой Chor. mosquensis; потому в отложениях мячковского горизонта в южном крыле они не встречаются. Но в это время на севере (Сев. Двина и Пинега) и на юго-востоке (Окско-Цнинский вал) фациальные условия бассейна были сходны с таковыми на южном крыле во время осадков подольского времени,— и там эта группа продолжала существовать. С наступлением верхнекаменноугольного времени в южном крыле опять образовались условия, напоминавшие подольское время, и группа Chor. tratscholdi вернулась на юг, мигрировав с севера и востока. Это — типичный пример рекуррентной группы. Однако период отсутствия в южном крыле этой группы не прошел для нее бесследно — в ней наметились значительные эволюционные изменения. Из старых видов сохранился только один Chor. jiqulensis Stuck., хотя все новые виды очень близки к старым. Еще важнее тот факт, что у представителей этой группы выработалась путем естественного отбора устойчивость к существованию в разных фациях; в верхнем карбоне севера Окско-Цнинского вала и Самарской Луки они встречаются в разных фациальных отложениях.

Можно было бы привести еще целый ряд примеров, характеризующих распространение брахиопод. Совершенно неосвещенным остался вопрос о разных формах борьбы за существование. Здесь затрагивалась только межвидовая борьба.

Укажу только, что характер распространения вида может служить прекрасной демонстрацией истории его существования: широкая расселенность, при нахождении единичными экземплярами[1], указывает на древность формы, на идиоадаптивный характер эволюции (по терминологии Северцова) и на близость вымирания (пример Bixtonia scabricula). Молодые же виды встречаются обычно в небольшом районе, но в значительном количестве[2] (Marginifera carniolica Schellw., Teguliferina myatschkovensis Ivan. и др.).

Заканчивая на этом, мне кажется, можно сделать следующие выводы.

Колебания уровня моря, в данном случае моря подмосковного карбона, вызывали изменения режима бассейна и тем нарушали относительное равновесие биоценозов. Это усиливало борьбу за существование, в первую очередь внутри- и межвидовую, и способствовало отбору новых форм, более приспособленных к новым условиям. Эти новые формы вытесняли старые, сделавшиеся менее приспособленными. Таким образом,

[1] Sparsae — по моей терминологии.
[2] Copiosae.

на примере развития и распространения некоторых групп брахиопод Подмосковного каменноугольного бассейна подтверждается форма соотношения организма и среды, сформулированная В. В. Васнецовым (1938, стр. 576). Им указывается, что за все время существования вида появляются уклоняющиеся особи, но большинство их гибнет. «Только при образовании новой системы отношений, координированной в своих частях, из уклонившихся особей может произойти новое жизнеспособное множество».

Таким образом, по самым условиям образования новые формы являлись приспособленными к одним, особым отношениям, к одной нише, и если вскоре следовало новое изменение среды, эта форма могла вымереть, и, следовательно, филогенез ее был очень короткий. В тех же случаях, когда форма путем естественного отбора приобретала способность существовать и в других условиях, в другой нише,— она получала широкое распространение. Оперируя грубыми данными, какие дает нам геология, мы говорим, что форма из стенофациальной делается эврифациальной и что экология вида меняется на протяжении его филогенеза.

И, наконец, последнее — вопрос о вымирании видов: поле, на котором еще до сих пор палеонтологи ломают копья. Как видно из сказанного, если подойти к этому вопросу на основании конкретных фактов взаимоотношения организма и среды — невозможно найти в вымирании что-либо сверхъестественное. Меняются условия, идет борьба за существование, новые формы вытесняют старые.

ЛИТЕРАТУРА

1. Васнецов В. В., Экологические корреляции, Зоолог. журнал, XVII, 4, 1938.
2. Дарвин Ч., Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь, Сочинения, перевод Изд. АН СССР, 1939.
3. Иванов А. П. и Иванова Е. А., Фауна брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковного бассейна, I, 2 (Strophalosiinae, Chonetinae, Lyttoniidae), Тр. Ин-та минер. сырья, 108, Москва, 1—52, табл. I—III, 2 рис. в тексте, 1936.
4. Иванов А. П. и Иванова Е. А., Фауна брахиопод средн. и верхнего карбона Подмосковного бассейна (Neospirifer, Choristites), Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР, VI, 2, 1—215, 1937.
5. Иванова Е. А., К биостратиграфии среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины, Тр. Палеонт. ин-та, 1939 (печатается).
6. Semper M., Ueber Convergenzerscheinungen bei fossilen Brachiopoden, N. Jahrb. f. Min., Geol. u. Paleont., Bd. I, S. 251—254, Tab. XV—XVII, 1899.

Палеонтологический институт
Академии Наук СССР

Поступило
31. VII. 1940

E. A. IVANOVA. ON THE MANIFESTATIONS OF NATURAL SELECTION IN THE DISTRIBUTION AND DEVELOPMENT OF SOME BRACHIOPODS IN THE CARBONIFEROUS OF THE MOSCOW DEPRESSION

SUMMARY

The author puts forward some examples of the struggle for existence, and of the correlation between the distribution and development of the brachiopod fauna and the changes of environment. The data were accumulated during long years of studying the Middle and Upper Carboniferous brachiopod fauna of the entire Moscow depression. A description of the life of the Basin itself was made by me elsewhere (1939).

Chonetes carboniferus Keys, at the outset of its phylogenetic development (in C_{II}^{1} — C_{II}^{3}) is most distributed in marly rocks and is a stenofacial form. Later (in C_{II}^{4}) this form is distributed in rocks of various facies (an euryfacial form).

By the beginning of the Upper Carboniferous there appeared in the Moscow depression many competitors of *Chon. carboniferus*: *Chonetes* ex. gr.

uralicus and *mesolobus*. These proved to be more adaptable and gradually supplanted *Chon. carboniferus*.

Another example is that of the members of the ample genus *Choristites*. This genus consists of several groups, or bunches of species. The earliest of them, *Chor. inferus* Ivan. has still some features in common with the genus *Spirifer*. The members of this group existed in sea basins rich in terrigenous material. When in the Moscow depression conditions of a shallow basin with increased salinity set in (C_{II}^{2}), they died out. Yet in the east of the depression, where no changes of facies took place, the group *Chor. inferus* existed somewhat longer.

The *Chor. inferus* group was supplanted by members of the *Chor. priscus* Eichw. group which soon became predominant. By the end of the Kashira age (C_{II}^{2}) the sea basin acquired a more normal salinity, and there appeared rare representatives of the *Chor. mosquensis* group.

The group *Chor. mosquensis* supplanted the group *Chor. priscus* already in the middle of the Podolsk horizon (C_{II}^{3}) and developed sumptuously in the Myachkovo horizon (C_{II}^{4}). In the southern part of the Moscow depression the transition from the Middle to the Upper Carboniferous was accompanied by a sharp change of facies. Therefore we do not encounter here members of the group *Chor. mosquensis* in the Upper Carboniferous. Yet on the northern outskirts of the depression (River Severnaya Dvina) there was no sharp change of facies, and members of the group *Chor. mosquensis* still occur here at the bottom of the Upper Carboniferous. Hence the extinction of species is not simultaneous even in different areas of one and the same basin.

Especially interesting is the case of the group *Chor. trautscholdi* Stuck. Its members appeared in the Moscow depression in the middle of the Podolsk age (C_{II}^{3}). By that time the process of the formation of marly sediments was under way there. With the advent of the Myachkovo age (C_{II}^{4}) in the southern wing the conditions of sedimentation changed, and the group *Chor. trautscholdi* vanished. It could have been considered extinct, had it not continued to exist in the north and east, where the conditions did not change. With the beginning of the Upper Carboniferous, conditions resembling those of C_{II}^{3} set in again in the southern wing, and the group *Chor. trautscholdi* migrated back. Yet it was not exactly the same group that returned. During its absence, the group's specific composition was considerably changedby continued evolutionary process.

From these and many other examples one may see that the mode of distribution of a species can serve as a demonstration of its history. A wide distribution of sparse (sparsae — according to my terminology, 1937) specimens indicates the antiquity of the form (e. g. Buxtonia seabricula). Young species usually are restricted over limited areas, but occur in large numbers (copiosae) (Marginifera corniolica, Teguliferina myatschkovensis).

Owing to the mode itself of their origin by means of natural selection, new forms are adapted to certain conditions and narrow niches. If a new change of the environment takes place soon the members of this form may die out, and thus its phylogeny was very short. In such cases, when a form, by way of natural selection, acquires the ability to exist also under other conditions, it becomes widely distributed. Using the rough data furnished by geology, we may say that a form changes from stenofacial to euryfacial, and the ecology of a species changes during its phylogeny.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1, 1941 Classe des sciences biologiques

Е. СОШКИНА и Т. ДОБРОЛЮБОВА

ЭВОЛЮЦИЯ КОРАЛЛОВ RUGOSA

(*Представлено академиком* А. А. Борисяком)

В «Происхождении видов» Дарвин [1] считает палеонтологический метод очень важным для доказательства эволюции, но отмечает его недостаток — неполноту геологической летописи. Он пишет: «Чего геологические исследования еще не обнаружили — это существования бесконечно многочисленных переходов, настолько между собою близких, насколько близки современные разновидности,— переходов, связывающих между собою почти все существующие и вымершие виды. Но на это нельзя и рассчитывать».

За истекшие 80 лет в литературе описано колоссальное количество новых палеонтологических находок, и та неполнота геологической летописи, которая во времена Дарвина была очень большим недостатком палеонтологического метода, во многих случаях потеряла свое прежнее значение.

Однако далеко не весь непрерывно возрастающий палеонтологический материал был использован при выяснении закономерностей эволюции. Этому мешал, главным образом, неправильный метод изучения многих групп ископаемых.

К одной из таких групп относятся и кораллы Rugosa. До самого последнего времени большинством палеонтологов принята для них искусственная, громоздкая, чисто морфологическая систематика, которая совершенно запутала их истинные филогенетические отношения.

Это больше всего ощущается при использовании их для целей детальной стратиграфии.

За последние годы началась работа по коренной перестройке изучения Rugosa, и новые, основанные на законах эволюции, методы их исследования, учитывающие изменение индивидов в онтогенезе, связь их со средой и т. п., уже наметили выходы из тех тупиков, в которые изучение Rugosa было заведено ложным направлением.

Для доказательства и дальнейшей разработки дарвинизма требуются не единичные палеонтологические находки, а массовый материал, собранный в отложениях большой мощности и на большой площади. Такой материал дает возможность изучать изменчивость организмов, прослеживая их шаг за шагом в различных услових обитания. На таком материале возможно разрешать вопросы об образовании видов и более крупных систематических единиц. Кораллы Rugosa и дают именно такой массовый материал. Они появились в начале палеозоя и существовали до конца его, т. е. в течение громадного промежутка времени, когда другие ископаемые, как, например, аммонеи, значение которых в разработке эволюционного учения общепризнано, имели ничтожное распространение, и находятся в значительном количестве только в отложениях карбона и перми.

Кораллами Rugosa более или менее полно охарактеризованы все свиты палеозоя на всех континентах, причем они дают нередко непрерывные ряды развития на протяжении геологических веков, эпох и целых периодов и находятся часто в большом количестве экземпляров.

Но могут ли Rugosa, представляющие только внешний скелет древних полипов, характеризующихся во многих случаях чрезвычайной индивидуальной изменчивостью, служить материалом для выяснения закономерностей эволюционного процесса?

Вопрос этот разрешается в положительном смысле, потому что скелет Rugosa с большой детальностью отражает строение мягких частей животного и запечатлевает весь ход его индивидуального развития с момента прикрепления личинки и до конца жизни.

При изучении эволюции Rugosa возможно опираться на их онтогенез, и это увеличивает ценность этой группы ископаемых.

А. Н. Северцов в последнем капитальном труде [2], опубликованном после его смерти, при самой строгой критической оценке считает палеонтологический метод равноценным сравнительно-анатомическому и эмбриологическому при возможности изучения онтогенеза.

Он пишет (стр. 107): «Мы уже упоминали о том, что с помощью палеонтологического метода всегда существует некоторая опасность принять более или менее отдаленную родственную форму предков данного животного, т. е. боковую линию предков, за его прямых предков... Но если мы находим какой-нибудь признак предков данной формы в эмбриональном развитии этой формы, то мы можем утверждать с полной определенностью, что признак этот принадлежал прямым предкам данной формы»...

Кораллы Rugosa представляют вымершую группу беспозвоночных, характеризующуюся непрерывным изменением в филогенезе. Систематическое изучение этого закономерного изменения позволяет проследить весь ход эволюции группы и осветить одну из страниц истории органического мира в самой древней, малоизвестной ее части.

Нельзя не упомянуть, кроме того, что изучение Rugosa имеет и очень большое практическое значение и диктуется требованиями целого ряда отраслей народного хозяйства.

Основной задачей изучения Rugosa в настоящее время следует считать установление филогении. Только на основе филогении может быть построена возможно близкая к естественной их систематика. При выяснении филогении наиболее трудным и ответственным моментом является выделение признаков большого эволюционного значения; однако правильное решение этой задачи делается возможным при изучении онтогенеза.

За последние 10—20 лет изучение Rugosa значительно продвинулось вперед. Появился целый ряд работ с самым детальным описанием морфологии, а иногда и онтогенеза изучаемых форм.

Есть немногие работы, освещающие филогенез отдельных ветвей Rugosa и общую их эволюцию. Все же главную ценность в этих работах представляет заключающийся в них фактический материал, потому что в большинстве случаев теоретические выводы, основанные на изучении взрослых стадий, имеют характер только логических заключений и предположений. Однако достаточно детальное описание и прекрасные изображения сериальных разрезов делают некоторые работы весьма ценными и годными для использования.

В Палеонтологическом институте АН СССР в течение нескольких лет ведется работа по кораллам Rugosa и поставлена задача изучения их по всему палеозою (Е. Д. Сошкиной выделены силурийские и девонские их представители, Т. А. Добролюбовой — каменноугольные и пермские). Из имеющегося большого фактического материала уже сделаны некоторые выводы. Попутно произведена проверка данных и выводов, имеющихся в литературе.

Rugosa древнего палеозоя находятся обычно в более метаморфизированных породах и потому менее многочисленны, что в некоторых случаях не допускает той детальности изучения, которая осуществляется на богатых коллекциях из менее измененных пород верхнего палеозоя. Однако, с другой стороны, Rugosa древнего палеозоя образуют более отличающиеся по типу группы, и выяснение взаимоотношений их значительно проще. Это компенсирует недостаток материала.

Фиг. 1. Коралл с клиновидными септами; схема онтогенеза семейства Streptelasmatidae; *а*, *б*, *в* — последовательные поперечные разрезы; *г* — продольный разрез

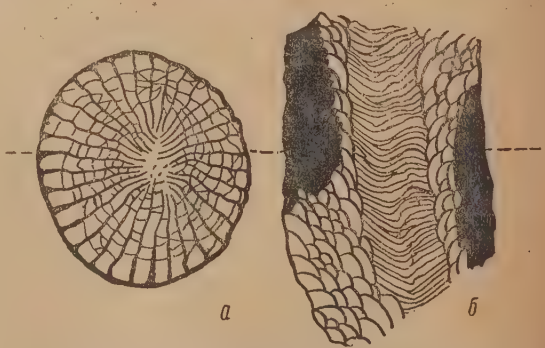
Все исследователи Rugosa приходят к заключению, что важнейшей частью их скелета являются септы. Это легко доказывается изучением их изменчивости и онтогенеза.

У всех Rugosa в процессе роста новые септы появляются только в четырех определенных пунктах, отчего они и относятся к четырехлучевым, Tetracoralla, называемым так в отличие от шестилучевых, Hexacoralla.

Позднейшими исследованиями выяснено, что пластинка каждой септы различных Rugosa построена не одинаково, в зависимости от различной формы и расположения септальных трабекул. Трабекулы могут иметь форму плоских или черепицевидных балочек, цилиндрических шипов, тонких игол и лент.

Все эти элементы могут быть спаянными или далеко расставленными. При различной комбинации их получаются различные типы септ, обозначаемые немецким палеонтологом Ведекиндом (3), как клиновидные (фиг. 1), пластинчатые (фиг. 2), губчатые (фиг. 3), шиповидные (фиг. 4), септальные конусы (фиг. 5) и т. п. Различные типы септ характеризуют различные филогенетические ветви силурийских и девонских Rugosa. В карбоне и перми распространены только ветви с пластинчатыми септами.

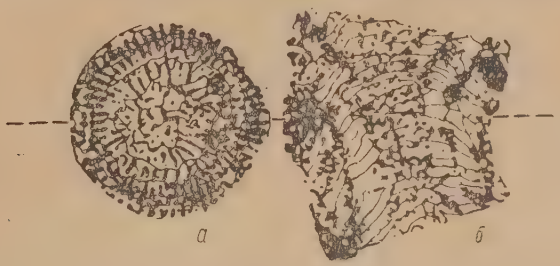
Кроме изменения септ, в эволюции Rugosa подвергаются изменению и межсептальные образования. В изменении последних также устанавливается довольно ясная закономерность смены типов. Так, в нижнем силуре известны Rugosa только с простыми днищами (фиг. 6). В верхнем силуре у многих ветвей Rugosa периферические части днищ превращаются в пузыри (фиг. 7), но первоначальный простой тип строения днищ удерживается у ряда ветвей до конца палеозоя. Одновременно в верхнем силуре появляются ветви, у которых образование пузырей распространяется на всю полость коралла и вызывает особую специализацию септ, выраженную в образовании «септальных конусов» (фиг. 5). Представители последней специализированной ветви доживают только до середины девона, тогда как Rugosa с пузырчатой тканью на периферии являются господствующими от начала верхнего силура до конца перми. Образованием пузырчатой ткани не исчерпываются изменения межсептальных образований. Важным эта-



Фиг. 2. Коралл с пластинчатыми септами; *а* — поперечный разрез; *б* — продольный разрез

пом их развития является усложнение в осевой части в виде простого столбика или сложной центральной зоны.

Уже в верхнем силуре и девоне, правда, в очень редких случаях, некоторые прогрессивные семейства характеризуются образованием сложной

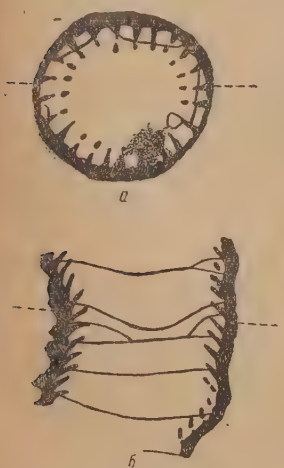


Фиг. 3. Коралл с губчатыми септами; *а* — поперечный разрез; *б* — продольный разрез

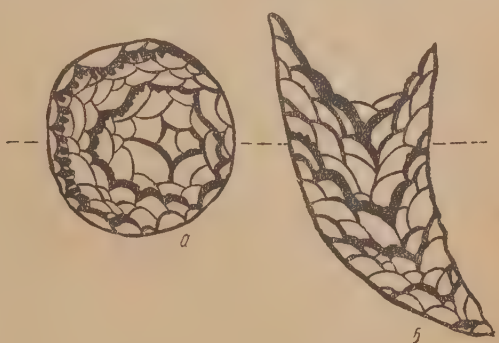
структуры в центре. Но типичная сложная центральная зона с обособленными осевыми днищами и радиальными пластинками развивается только с начала карбона (фиг. 8).

До конца палеозоя сложная центральная зона сохраняет значение важного эволюционирующего признака, наблюдаемого, однако, далеко не у всех верхнепалеозойских Rugosa.

Наряду с изменением типов строения септ и межсептальных образований в скелете Rugosa происходят многочисленные изменения внешней формы кораллитов, формы и глубины чашки, способа роста, длины и толщины септ и т. п. Изучение этих изменений в онтогенезе позволяет строить кон-



Фиг. 4. Коралл с шиповидными септами; *а* — поперечный разрез; *б* — продольный разрез



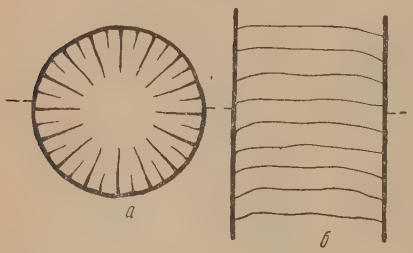
Фиг. 5. Коралл с септальными конусами; *а* — поперечный разрез; *б* — продольный разрез

кретные филогенезы, устанавливать непосредственные связи отдельных групп и влияние на них окружающих условий. Так, например, изменения утолщения септ у родов и видов семейства Ptenophyllidae в среднем девоне позволяет восстановить шаг за шагом весь ход эволюции этого семейства в течение эйфельского века среднего девона.

Выяснение взаимоотношений внешней формы и внутреннего строения представителей семейства Kodonophyllidae в верхнем силуре, нижнем и среднем девоне дает возможность установить связь с условиями обитания таких представителей этого семейства, как туфелеобразные Calceola, дисковидные Microcyclus и др.

Изучение совокупности всех изменений Rugosa в течение палеозоя дает возможность представить общую картину их эволюции.

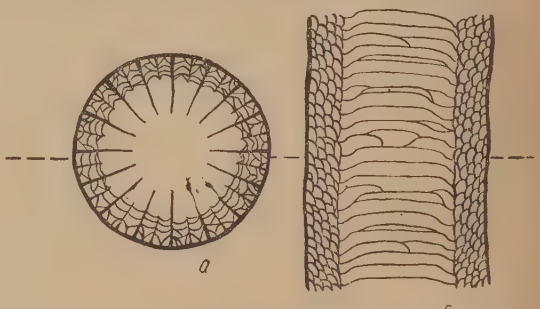
История Rugosa начинается с нижнего силура. В литературе есть попытки связать их с кембрийскими Archeocyatidae, но вопрос этот требует специальной разработки. Вполне достоверные остатки Rugosa найдены только в нижнем силуре, откуда описаны немногие их формы с примитивным строением скелета. Древнейший из них род Streptelasma Hall считается предком всех позднейших Rugosa.



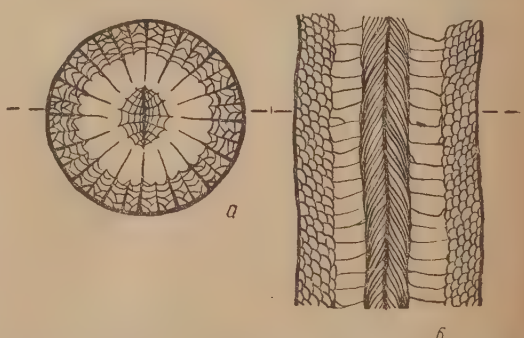
Фиг. 6. Коралл с простыми днищами; *а* — поперечный разрез; *б* — продольный разрез

Находимый в более высоких слоях нижнего силура специализированный род Kierophyllum Wdkd. близко сходен со Streptelasma и вполне может быть его непосредственным потомком, тогда как другой род Columnaria Goldfuss, существовавший во вторую половину нижнего силура, по ходу онтогенеза и колониальной форме сильно отличается от Streptelasma, и близкое родство их не ясно. Поэтому возможно, что род Streptelasma является не единственным предком всех Rugosa.

От рода Streptelasma (фиг. 10) идет один прямой ствол (семейство Streptelasmatidae), существовавший непрерывно в течение всего палеозоя до конца перми. Представители этого ствола на всем протяжении его обнаруживают черты древнего рода Streptelasma. На ранних стадиях они, как и Streptelasma, имеют очень толстые, почти сливающиеся септы клиновидного типа, которые утончатся в онтогенезе от периферии к середине кораллита (фиг. 1). Представители этого ствола отличаются космополитностью и приуроченностью к мергелистым фациям. В значительном обилии они найдены в силуре Богемии и Казахстана, в нижнем и среднем карбоне Англии и в перми всего мира. В течение палеозоя этот ствол дает несколько родов и сильно разветвляется в перми перед вымиранием, но по сравнению с другими стволами его можно назвать весьма консервативным и слабо дивергирующим.



Фиг. 7. Коралл с днищами и пузырчатой тканью; *а* — поперечный разрез; *б* — продольный разрез

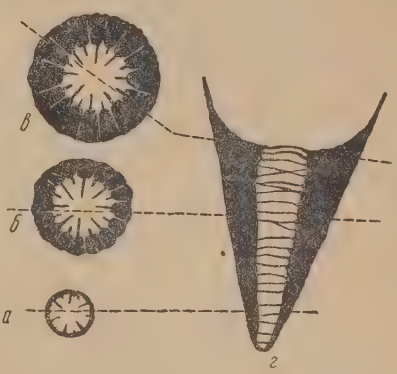


Фиг. 8. Коралл со сложной центральной зоной: *а* — поперечный разрез; *б* — продольный разрез

В ходе развития этого ствола наблюдается характерное для него усложнение строения септ в осевой части. Этот признак выражен так же ярко у прогрессивных ветвей, отошедших от Streptelasma в начале верхнего силура, и у второго нижнесилурийского рода Kierophyllum, ко-

торый является боковой ветвью и в верхнем силуре дает весьма специализированную группу с губчатыми септами и днищами.

Указанный характерный признак Streptelasmatidae совсем не выражен у третьего нижнесилурийского рода Columnaria Goldfuss (или Dybowskia Wdkd.), у которого, наоборот, в процессе онтогенеза усиливается утолщение септ на периферии (фиг. 9). От этого третьего рода до середины среднего девона идет прямой ствол (семейство Columnaridae) и ряд ветвей, характеризующихся сходным с Columnaria типом клиновидных, переходящих в пластинчатые, септ (Kodonophyllidae, Camptophyllidae и Thamnophyllidae), а, кроме того, отходят сильно специализированные ветви с шиповидными септами (Pholidophyllidae) и септальными конусами (Cystiphyllidae).



Фиг. 9. Схема онтогенеза семейства Columnaridae; *а*, *б*, *в* — последовательные поперечные разрезы; *г* — продольный разрез

Все ветви со специализированными септами, пройдя тот или иной путь в своей эволюции, вымерли к середине или концу среднего девона, и в верхний девон перешли только ветви с пластинчатыми септами. Одна из этих ветвей (семейство Camptophyllidae) являлась, повидимому, прогрессивной, наиболее легко приспособляющейся к условиям верхнепалеозойских бассейнов и господствовала в них до конца перми. Проследить ее от самого начала появления пока не удается. Повидимому, в силуре и нижнем девоне она начинает разрастаться и, сильно дивергируя, дает все пышное дерево каменноугольных Rugosa.

Таким образом, одно девонское семейство путем идиоадаптивной радиации превращается в целый пучок новых семейств, который по объему и разнообразию ветвей превышает всю совокупность ветвей древнепалеозойских Rugosa. Многие ветви этого молодого дерева доходят до верхней перми. В триасе найдены весьма сомнительные остатки Rugosa.

Все верхнепалеозойские (каменноугольные и пермские) Rugosa сохраняют однообразный тип пластинчатых септ, но являются чрезвычайно изменчивыми по другим признакам.

Накопленный фактический материал не только позволяет сделать выводы общего характера, но также освещает целый ряд закономерностей, характеризующих процесс эволюции в деталях.

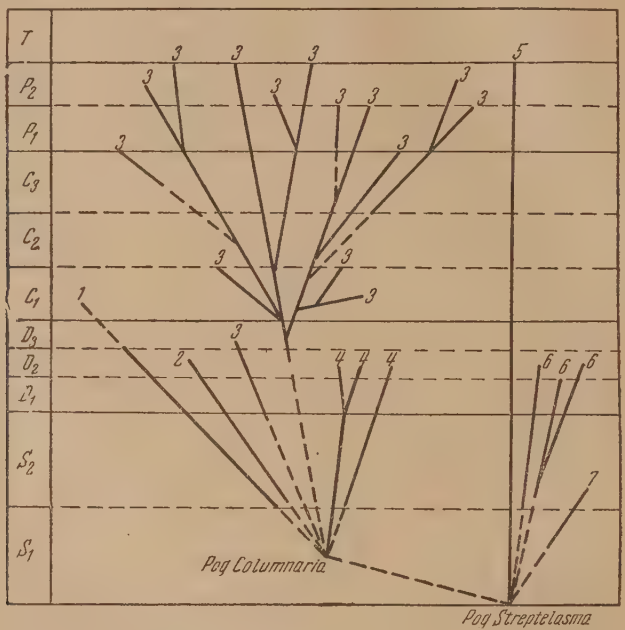
В верхнем и нижнем палеозое Rugosa обнаруживают одинаковый способ появления новых признаков. У всех Rugosa новые признаки появляются на конечных стадиях онтогенеза и в филогенезе постепенно сдвигаются на начальные стадии (способ анаболий). При этом устанавливается, что морфогенез скелета изученных видов продолжается в течение всей их жизни.

На молодых стадиях представители некоторых видов, а также и индивиды, умершие в раннем возрасте, оказываются вполне сходными с их ближайшими предками. Примером этого может служить Bothrophyllum conicum Trd., у которого видовой признак — удлинение септ 2-го порядка в процессе онтогенеза впервые появляется только при диаметре в 18 мм. Более ранние стадии роста не отличимы от соответствующих стадий B. pseudoconicum Dobr. и некоторых других, менее распространенных видов того же рода.

У одного и того же вида, чем медленнее протекает онтогенез, тем большего размера достигают индивиды. Это хорошо выражено у тех

же видов рода Bothrophyllum, обильно представленных в среднем карбоне Подмосковного бассейна.

В различных филогенетических ветвях наблюдаются сходные признаки. Так, карины (поперечные выросты) на септах развиваются у многих совершенно неродственных родов и видов Rugosa и придают им настолько оригинальный облик, что старые авторы на основании их присутствия объединяют виды с каринированными септами в один род Heliophyllum Dana.



Фиг. 10. Эволюция кораллов Rugosa (схема), подотряд Columnariacea: *1.* Cystiphyllidae (септальные конусы); *2.* Pholidophyllidae (шиповидные септы); *3.* Campophyllidae и др.; с карбона Campophyllacea (пластинчатые септы); *4.* Columnaridae и др. (клиновидные септы). Подотряд Streptelasmacea: *5.* Streptelasmatidae (клиновидные септы); *6.* Actinocystidae и др. (пластинчатые септы); *7.* Calostillidae (губчатые септы)

Также нередко у представителей различных родов на той или иной стадии эволюции происходит редукция септ на периферии. В силуре этим признаком характеризуются некоторые виды рода Actinocystis Lindstr.; в девоне — рода Neospongophyllum Wdkd.; в карбоне — рода Lonsdaleia McCoy и т. д. Этот признак, как и карины на септах, имеет несомненное систематическое значение, но не указывает на филогенетическое родство всех этих форм между собою.

Аналогично редукции септ на периферии у различных колониальных Rugosa происходит редукция внешней стенки, что приводит колонии к астреевидной форме. И этот признак имеет большое систематическое значение для выделения таких совершенно неродственных форм, относящихся к различным семействам, как род Keriophyllum Wdkd. в среднем девоне, Phillipsastraea d'Orb. — в верхнем девоне, Lonsdaleia McCoy — в карбоне, Lonsdaleiastraea Gerth. — в перми и многих других.

В девоне виды некоторых родов, характеризующиеся пластинчатыми септами, обнаруживают расхождение септальных трабекул, и септы их становятся сходными с шиповидными септами.

В процессе эволюции большинство Rugosa обнаруживает прогрессивное развитие скелета, и случаи регрессивного развития у них очень редки. В общей схеме эволюции можно было видеть, что выживают и процветают прогрессивные ветви, однако при детальном анализе развития отдельных ветвей обнаруживается, что морфологический прогресс не всегда совпадает с прогрессом биологическим. Многие ветви позволяют наблюдать происходившее в их эволюции длительное и постепенное усложнение какого-нибудь одного или ряда признаков и связанное с этим их увеличивающееся процветание. Но в некоторые моменты, несмотря на продолжавшееся усложнение признаков, процветание данной группы прекращается и начинается ее вымирание. Повидимому, в данном случае дальнейшее усложнение упомянутых признаков приобретает значение специализации и при незначительно изменяющихся внешних условиях существования служит причиной вымирания.

Хороший пример, иллюстрирующий сказанное, представляют среднедевонские Zonophyllinae и Lytophyllinae, ветви которых заканчиваются в эпоху наибольшего усложнения расчленения стенок септальных конусов, — признака, развивавшегося в течение всего существования этих ветвей.

По отношению к внешней среде Rugosa во многих случаях легко подразделяются на стенофациальные и эврифациальные. Эврифациальные ценны при корреляции различных фаций; стенофациальные позволяют улавливать начинающееся изменение фаций.

Например, в среднем девоне род Fasciphyllum характеризует фации известняков с Conchidium gr. baschkiricus; Litophyllum — тот же горизонт в глинистой фации, а Thamnophyllum встречается как в той, так и в другой фации.

Вторым примером служат два вида рода Bothrophyllum из среднего и верхнего карбона Подмосковного бассейна. B. pseudoconicum — стенофациальная форма, присущая только фации глинистых известняков, а B. conicum широко распространен как в глинистых, так и в чистых известняках.

Оценивая общую картину эволюции Rugosa, можно выделить среди них: 1) ветви консервативные, слабо дивергирующие, отмеченные продолжительным существованием, — такие, как главный ствол, идущий от Streptelasma; 2) ветви прогрессивные, сильно дивергирующие и существовавшие в течение более или менее продолжительных периодов времени, — такие, как ветвь, давшая все пышное дерево каменноугольных кораллов, и 3) ветви специализированные, иногда дивергирующие, но характеризующиеся кратковременным существованием, — такие, как древние ветви с шиповидными или губчатыми септами.

При дивергенции часто наблюдается, что прямой ствол данного ряда более или менее продолжительное время существует одновременно с отошедшими от него ветвями. Так, прямой ствол, идущий от Streptelasma, существует до конца палеозоя рядом с массою ветвей, отделившихся от него. Род Columnaria существует до середины девона рядом с многими отошедшими от него родами семейства Kodonophyllidae. То же можно сказать и о многих карбоновых родах и видах.

Все изложенное по вопросу об эволюции Rugosa представляет только первый шаг в деле обобщения фактического материала и содержит в себе элементы программы той работы, которая намечена к выполнению в Палеонтологическом институте. Такая работа, наряду с ее большим теоретическим значением, послужит также к укреплению базы для использования ископаемых в решении некоторых практических задач.

Палеонтологический институт
Академии Наук СССР

Поступило
31.VII.1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Дарвин Ч., Происхождение видов путем естественного отбора, гл. X, 469, 1937.
2. Северцов А. Н., Морфологические закономерности эволюции, 107, 1939.
3. Wedekind R., Einführung in die Grundlagen der historischen Geologie, Bd. II, S. 20, 1937.

SOSHKINA and T. DOBROLYUBOVA. THE EVOLUTION OF RUGOSE CORALS

SUMMARY

For proof and further development of the Darwinian theory by means of paleontology we require not single fossil finds, but abundant material collected in rocks of great thickness over large areas. Such materials allow us to study the variability of organisms, tracing it step by step through different environments, it enables us to solve the problems of formation of species and major systematic units. Rugosa give just such mass-materials. All Paleozoic horizons of all continents are characterized more or less fully by them. They often display continuous lines of development through the geological ages, epochs, and whole periods, and are often found in great quantities.

The skeleton of the Rugosa reflects in great detail the structure of the soft parts. In it the whole individual development of the coral is engraved, from the moment of attachment of the larva till the end of life. Thus, in our study of the evolution of Rugosa we can base ourself on their ontogeny, which adds to the value of this fossil group.

At present the fundamental object of studying the Rugosa is the establishment of phylogeny. Only on the basis of phylogeny, a classification as close to the natural one as possible can be built. Here the most difficult point is the establishment of characters of great evolutional significance; nevertheless, a correct solution of this problem is made possible by the study of ontogeny.

All explorers agree that the most important part of the skeleton of Rugosa are septa. This is easily proved by the study of their variability and ontogeny. Later investigations have shown that the laminae of each septum are built differently in different Rugosa owing the different form and disposition of septal trabeculae. The trabeculae may have the form of flat or tile-like beams, cylindrical spines, fine needles and bands. The different types of septa characterize the different phylogenetic branches of the Silurian and Devonian Rugosa. In the Carboniferous and Permian only branches with lamellar septa are found.

Besides septa, the interseptal structures also undergo changes in the evolution of Rugosa. An important stage in their development is the formation of a complication in the axial part in the form of a simple columella or a complicated central zone. Already in the Silurian and Devonian although very rarely, some progressive families develop a complicated central zone (fig. 9 a—d). But only since the beginning of the Carboniferous this type becomes widely distributed. Till the end of the Paleozoic the complicated central zone remains an important evolutional character observed, however, in by far not all Upper Paleozoic Rugosa.

Besides the above changes, numerous minor ones take place in the skeleton of the Rugosa, such as changes of the external form of the corallites, of the form and depth of the calyx, of the mode of growth, of the length and thickness of the septa etc. The ontogenetic study of these changes allows us to construct concrete phylogenies, to establish direct connections between separate groups, and to trace the influence of the environment.

Distinct remains of Rugosa have been found only in the Lower Silurian from where a few forms with a primitive structure of the skeleton have been described. The earliest genus, *Streptelasma* Hall, is considered to be the ancestor of all the later Rugosa.

Another Lower Silurian genus, *Columnaria* Goldfuss, differs greatly from *Streptelasma* in its ontogeny and colonial form. Their near kinship is not clear, and it is possible that *Streptelasma* is not the only ancestor of all Rugosa.

From *Streptelasma* begins a direct stem (fam. *Streptelasmatidae*), which exists uninterruptedly during the whole Paleozoic till the end of the Permian. In the course of the entire duration of this stem its representatives reveal features of the ancient genus *Streptelasma.* At early stages, they, like the latter, have very thick, nearly confluent cuneiform septa, becoming during the ontogeny, thinner from the periphery towards the center (fig. 11). The members of this branches are cosmopolitan and adapted to marly facies. During the Paleozoic this stem gives a few genera, and branches abundantly in the Permian before extinction, but compared with other stems it may be called very conservative and slightly divergent.

The mentioned characteristic feature of *Streptelasmatidae* is not developed at all in *Columnaria* Goldfuss (or *Dybowskia* Wdkd.), in which, on the contrary, during the ontogeny the thickening of septa on the periphery becomes stronger (fig. 9). From this genus a direct stem runs (fam. *Columnaridae*) till the middle of the Middle Devonian, and a number of branches characterized by septa of *Columnaria*-like type. From the main stem diverge highly specialized branches with spine-like septa (fam. *Pholidophyllidae*) and septal cones (fam. *Cystiphyllidae*).

All the branches with specialized septa, having followed their ways of evolution, became extinct by the middle or the end of the Middle Devonian, and only branches with lamellar septa pass into the Upper Devonian. One of them (fam. *Campophyllidae*) was apparently, progressive, most easily adapting itself to the Upper Paleozoic environment and predominating till the end of the Permian. We have not as yet succeeded in tracing this branch from its very beginning. Apparently, in the Silurian and Lower Devonian it begins to expand, and widely diverging it formed the luxuriant tree of Carboniferous Rugosa.

Thus by means of idio-adaptive radiation one Upper Devonian family gives a whole bunch of new families, which by its volume and diversity of branches exceeds the totality of the early Paleozoic Rugosa. Many branches of this young tree reach the Upper Permian.

All the Upper Paleozoic (Carboniferous and Permian) Rugosa conserve the uniform type of lamellar septa, but are extremely variable in other features.

The accumulated facts allowus to draw general conclusions and to throw light on a number of regularities characterizing the process of evolution in detail.

Upper and Lower Paleozoic Rugosa display the same mode of appearance of new symptoms. These appear at the final stages of ontogeny, and during phylogeny they gradually shift to initial stages (anaboly). It has been established that the morphogenesis of the skeleton of the studied species continues during their whole life.

At early stages members of some species as well as individuals which died at an early age, are quite like their nearest ancestors.

In a species, the slower runs the ontogeny, the greater size is reached by the individuals. Symptoms similar because of convergence are observed in different phylogenetic branches (appearance of carinae, peripheral reduction of septa, reduction of the outer wall).

The evolution of most Rugosa displays a progressive development of the skeleton, and cases of regressive development are very rare. In a general scheme of evolution the progressive branches appeared to besurviving and flourishing, but a detailed analysis of individual branches reveals that the morphological progress does not always coincide with the biological progress. Many branches display a lasting and gradual complication of one or several

symptoms, and an increasing prosperity connected with it. But at certain moments, notwithstanding the continued complication, the group ceases to flourish, and its extinction begins. Apparently, in this case further complication becomes specialization and causes extinction at the slightest change of environment.

In their relation to the environment, Rugosa often may easily be divided into stenofacial and euryfacial species. The euryfacial species are valuable for correlation of different facies; the stenofacial ones allow to trace the beginning facial changes.

Among Rugosa may be distinguished: 1) conservative branches, slightly divergent, long-lived, such as the main stem running from *Streptelasma*; 2) progressive branches, strongly divergent, more or less long-lived, such as the branch from which the luxuriant tree of Carboniferous corals descended; 3) specialized branches, sometimes divergent, but short-lived, such as the ancient branches with spine-shaped or spongy septa.

It is often observed that the direct stem exists a more or less long time side by side with branches derived from it. Thus, the direct stem running from *Streptelasma* exists till the end of the Paleozoic together with a great number of branches that descended from it; the genus *Columnaria* exists till the middle of the Devonian side by side with many genera of the *Kodonophyllidae* family which originated from it. The same is true for many Carboniferous genera and species.

All the above is only the first step in the synthesis of available data and contains elements of the program of the work to be done at the Paleontological institute.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1, 1941 Classe des sciences biologiques

А. И. САКС

О НЕКОТОРЫХ МЕТОДАХ ПРЯМОЙ ОЦЕНКИ СОРТОВ ПШЕНИЦЫ НА ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ

Установление типа засухи

В борьбе с засухой, наравне с внедрением правильной системы агротехники, исключительно большую роль играет введение в производство засушливых районов сортов, более приспособленных к данным условиям и более засухоустойчивых. Во многих засушливых районах неприменим принцип создания сортов, обходящих засуху. Так, например, в районе деятельности Чакинской госселекстанции — на юге и юго-востоке Тамбовской области — любой сорт яровой пшеницы обязательно на том или ином этапе развития растений попадает в засуху. В этом районе, даже при современной агротехнике, общая засушливость пока еще высока, но особенно часто имеет место комбинированная атмосферно-почвенная засуха во второй — третьей декадах мая и первой — второй декадах июня. Многолетние наблюдения (1933—1939) за развитием стандартных сортов яровой пшеницы — Цезиум 0111, Лютесценс 062, Гордеиформе 010 — показывают, что в нашем районе даже в крайние годы (ранней и поздней весны, засушливые и влажные годы) эти сорта укладываются своим циклом полного развития в период с третьей декады апреля по первую декаду августа. В период от всходов до колошения пшеницы 10-дневные засухи встречаются в 67% всех лет (за 26 лет наблюдений); 20-дневные засухи — в 31% всех лет; 30-дневные засухи встречаются в 19% всех лет; 40—50-дневные засухи имеют 8% встречаемости. В период от колошения до созревания преобладают 20-дневные засухи.

Многолетние наблюдения за влажностью почвы в разные типы лет (влажные, сухие) устанавливают, что в наших условиях яровые пшеницы развиваются даже в так называемые «влажные» годы не при оптимальном увлажнении; влажность почвы с весны к лету снижается; критический период — «трубкование — колошение» — растений протекает при влажности почвы ниже оптимальной в 1,5—2 раза, что влечет за собой ежегодно большой недобор урожая. Этот вывод тем более верен для так называемых «средних» и «засушливых» лет. В сильно засушливые годы влажность почвы в слое 0—40 см иногда опускалась ниже мертвого запаса (1921 г.) вследствие сильного иссушения почвы с поверхности и испарения самими растениями.

Из табл. 1 видно, что в наших условиях в фазе кущения (стадия яровизации и начало световой стадии) атмосферная засуха иногда бывает уже сильной (вторая декада мая), но почвенная засуха еще не так глубока; в середине и конце световой стадии, в фенологической фазе начала и полного стеблевания (первая декада июня) засуха атмосферно-почвенная наиболее глубокая, она часто наблюдается в течение всего периода от стеблевания и до полного колошения.

Таблица 1

Развитие стандартных сортов яровой пшеницы и погодные условия района Чакинской госселекстанции

Месяц и декада	Апрель	Май			Июнь			Июль			Август
	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I
Лютесценс 062 Цезиум 0111 Гордеиформе 010	посев	всходы	кущение	кущение, нач. стебл.	стеблевание	колосон. вздутие	колошение	налив	налив	спелость	
Стадия	Яровизация		Световая		Конец световой						
Число лет с засухой в % с 1913 по 1939 г.	43	53	58	61	66	50	42	47	57	50	65
Средн. коэфф. водн. баланса за 1913—1939 гг.	—	0,39	0,17	0,24	0,47	0,57	0,74	0,78	0,58	0,57	0,49
Среднее число сухих дней в декаду за 26 лет	7,4	7,8	8,1	8,9	7,5	7,0	6,8	7,2	7,1	8,0	7,5
Среднее число сильно суховейных дней в декаду	—	0,9	2,3	2,5	1,6	1,7	0,8	1,1	1,2	1,5	2,4
Средний процент доступной воды в посеве пшеницы в почве до 1 м глубины в засушл. годы (1921, 1936, 1938)	16,1	—	11,3	—	5,3	—	5,6	—	4,0	—	—
Средний процент доступной воды в посеве пшеницы в почве до 60 см глубины в засушл. годы (1921, 1936, 1938)	17,6	—	11,6	—	3,1	—	3,6	—	3,8	—	—

Из изложенного ясно, что в наших условиях хороший сорт яровой пшеницы должен обладать достаточной засухоустойчивостью со 2 и 3-й декад мая и далее; у наших стандартов это соответствует второй половине световой стадии, в период начала и полного стеблевания и далее до спелости. Наиболее часто имеют место до колошения 10—20-дневные засухи, но наиболее вредоносны у нас 40—50-дневные засухи, хотя и реже встречающиеся. После колошения преобладают 20-дневные засухи. В это время запас физиологически доступной воды в почве до 1 м глубиной доходит в засушливые годы до 3,1—3,8%. Мы считаем, что для наших условий необходимо исходить в методике оценки сортов на засухоустойчивость из этих выводов о наиболее типичной и наиболее вредоносной длительности засухи, времени ее наступления по стадиям и фенофазам стандартного сорта и степени обезвоживания почвы, т. е. из конкретного, установленного для района типа засухи. Из изложенного

ясна значимость методики оценки сортов пшеницы на засухоустойчивость в селекции для нашего района.

Критерии засухоустойчивости

В селекционной работе при оценке сортов пшеницы на засухоустойчивость главным показателем засухоустойчивости сорта является высокая урожайность в условиях определенного типа временной засухи, при хороших качествах зерна. Для характеристики пластичности сорта в то же время важно знать потенциальные возможности сорта повысить свою продуктивность в условиях без засухи. Лучшими будут те сорта, которые в условиях определенной засухи дают более высокий урожай зерна и лучшего качества, чем стандартный сорт района, и обладающие способностью при лучшей агротехнике и в более влажные годы давать наибольший рост своей урожайности. Обычно исчисляемая «депрессия» урожая в сравнении с контролем не всегда характеризует сортовую стойкость, так как получаемая величина (процент снижения урожая) зависит не от одной величины падения урожая в засухе, а от двух показателей — от снижения урожая в засухе и от уровня продуктивности сорта в контрольных условиях. Только при одинаковой урожайности сравниваемых сортов в контрольных условиях процент депрессии отображает относительную засухоустойчивость сорта. Величина вариационного коэффициента продуктивности, исчисляемая от средней величины продуктивности сорта по всем вариантам, точнее отображает устойчивость урожая сорта при вариирующих условиях водообеспечения растений.

Метод оценки сортов пшеницы по засухоустойчивости

В настоящей работе мы имеем в виду два метода: метод засушника (мелкоделяночный) и вегетационный.

Метод засушника мы применяем в нижеследующем виде. Площадь, предназначаемая для оценки сортов, с осени вспахивается на зябь на 20—22 см; при этом вносится полное минеральное удобрение; на месте, где

Фиг. 1. Вид закрытого засушника

закладывается засушник площадью $15 \times 3 = 45$ м², производится с осени боковая изоляция; она заключается в том, что вокруг площади засушника выкапывается канава глубиной 1—1,5 м и в нее закладывается изолирующий слой толя (несколько слоев) или фанеры и т. п.; канава закапывается, и в сторону от изоляции засушника делается наклонная поверхность для стока воды. Весной перед таянием снег сбрасывается со всей

площади засушника, чтобы в почве уже с весны был меньший запас влаги. С осени устанавливаются на концах засушника крепкие столбы, охватывающие площадь $4 \times 20 = 80$ м²; с северной стороны столбы устанавливаются на 3—3,5 м от изоляции; с юга — на 1,5—2 м. Высота средних столбов над землей 2—2,3 м, крайних — 0,7—0,8 м; в земле закопаны средние на 2 м, крайние — на 1,5 м. Эти столбы служат для натягивания стальных тросов, по которым на кольцах двигается брезентовая крыша. Кольца приделываются к брезенту на расстоянии 1 м друг от друга. Засушник ориентируется по возможности с севера на юг. Во время дождя брезент натягивается над площадью засушника и закрепляется в сильно растянутом виде к концевым столбам и боковым растяжкам. Под средний трос до растягивания брезента ставятся 2 двухметровые подставки-колы, поддерживающие в середине брезент во избежание сильного прогиба. После дождя брезентовая крыша сдвигается на северный конец за предел площади засушника (фиг. 1 и 2).

Фиг. 2. Закладка боковой изоляции

Весной перед посевом производится рыхление почвы на 7—8 см и затем своевременно (в оптимальный срок сева) ручной посев. Посев располагается в виде метровых рядков с шестикратной повторностью; на 1 м высеваем 50 нормальных всхожих зерен. Площадь питания дается $2 \times 15 = 30$ см². Посев каждого сорта производится в яровизированном и неяровизированном виде. Засушник защищается от дождя до цветения пшеницы, календарно, примерно, май — июнь. За этот период в наших условиях влажность почвы опускается в среднем до 3—4% физиологически доступной воды в метровом слое. Рядом с засушником производится такой же посев для контрольного варианта и для поливного фона. Таким образом, сорт растет в полевых условиях на трех фонах увлажнения.

Таблица 2

Динамика влажности

Дни опыта	1	3	6	9	12	15	18	21
Процент физиологически доступной воды . .	30,1	25,0	20,0	15,0	9,0	6,0	4,0	30,1

Вегетационный метод применяется нами при изучении засухоустойчивости сортов в обычном виде. В сосудах Вагнера размером не менее 20×20 см оставляем по 10 растений пшеницы. В почву при набивке сосудов вносится полное минеральное удобрение. Повторность четырехкратная. Полив производится по весу. Засуха в сосудах для всех сортов приурочивается к определенным фазам стандартного сорта Лютесценс 062; обезвоживание почвы производится постепенным снижением поливной нормы в течение 20 дней с оптимума до влажности почвы в 3—4% физиологически доступной воды в сосуде; при этой низкой влажности сосуды выдерживаются 3 дня, после чего производится полив и далее растения выращиваются до созревания при оптимальной влажности почвы. Динамика влажности в сосуде приведена в табл. 2.

Остановимся для примера на результатах применения метода засушника в 1939 г. В табл. 3 приведена влажность почвы на разных вариантах увлажнения.

Из этих данных видно, что в засушнике в критический период растений влажность почвы в 3 раза ниже поливного фона; запас физиологически доступной воды близок к тому запасу воды, какой наблюдается под пшеницей в засушливые годы в этой фазе растений в поле.

Результаты урожайности сортов по зерну приведены в табл. 4.

Из этих данных следует, что в условиях сильной засухи (засушник) как на фоне предпосевной яровизации, так и без яровизации наиболее продуктивным оказался стандарт Лютесценс 062. К последнему приближаются также Лютесценс 085 и 0318. Эти сорта мягких пшениц и являются наиболее засухоустойчивыми. Наименее засухоустойчивыми среди мягких пшениц оказались Лютесценс 0873, 01272; на фоне яровизации малую устойчивость показали Лютесценс 0847 и 0865. Остальные сорта мягких пшениц занимают промежуточное положение. Среди твердых пшениц наиболее продуктивным в условиях сильной засухи (засушник) во всех случаях оказался Гордеиформе 0228; несколько ниже стоит Гордеиформе 0226, но все же значительно выше стандарта; наименьшую засухоустойчивость показал стандарт Гордеиформе 010. В селекции на засухоустойчивость исключительно важно отобрать сорта, не только более урожайные в условиях засухи, но и в условиях лучшей агротехники и в годы большего количества осадков. Для этого в схеме мелкоделяночного изучения сортов должен быть вариант с поливом, где мы регулируем повышенную влажность почвы по своему усмотрению.

Таблица 3

Процент физиологически доступной воды в метровом слое

Вариант	Период		
	посева	полного кущения	колошения
Засушник . .	12,0	8,0	3,9
Поливной фон	16,0	13,0	12,5

Из наших данных видно, что среди 13 испытанных нами сортов имеются такие, которые оказываются наиболее продуктивными не только в условиях сильной засухи (засушник), но и при хорошем увлажнении (поливной фон) они наиболее производительны; такие сорта наиболее приспособляются к варирующим условиям водоснабжения, они наиболее пластичны; к такому сортотипу относятся Лютесценс 062 и 085, а среди твердых пшениц — Гордеиформе 0228.

Посмотрим, насколько наша характеристика сортов совпадает с характеристикой этих же сортов при полевых посевах в конкурсном испытании станции в засушливые годы. 1939 г. является засушливым. За период вегетации яровой пшеницы выпало 97,9 мм дождя. Средняя многолетняя «норма» осадков за период вегетации стандартных сортов яровой пшеницы равна 172,4 мм, т. е. почти в два раза больше осадков 1939 г. Вредителей и болезней в 1939 г. на пшенице почти не наблюдалось. Результаты конкурсного сортоиспытания приведены в табл. 5.

Таблица 5

Урожай сортов в конкурсном испытании
(данные И. С. Ржевского)

Сорт	Зерно, ц/га	Сорт	Зерно, ц/га
Гордеиформе 0226	18,6	Лютесценс 0404 . .	15,4
Гордеиформе 0228	18,2	Лютесценс 0847 . .	16,6
Гордеиформе 010 . .	17,2	Лютесценс 0865 . .	16,5
Цезиум 0111 . . .	17,5	Лютесценс 0871 . .	18,8
Лютесценс 062 . . .	20,2	Лютесценс 0873 . .	17,4
Лютесценс 085 . . .	19,2	Лютесценс 01272 . .	18,5
Лютесценс 0318 . .	17,2		

Таблица 1

Урожай зерна на делянках, Чакино, 1939 г.

Сорта	Без яровизации					При яровизации					В среднем				
	засушник, г	полив, г	прирост на поливе		засушник, % от станд.	засушник, г	полив, г	прирост на поливе		засушник, % от станд.	засушник, г	полив, %	прирост на поливе		засушник, % от станд.
			г	%				г	%				г	%	
Гордеиформе 0226	35,95	102,90	66,95	186	150	39,29	119,94	80,65	205	121	37,6	111,4	73,8	196	133
Гордеиформе 0228	46,90	113,32	66,42	142	195	39,29	129,89	90,60	231	121	43,1	121,6	78,5	182	153
Гордеиформе 010	24,01	104,65	80,64	336	100	32,36	113,70	81,34	251	100	28,2	109,2	81,0	287	100
Цезиум 0111	31,32	120,05	88,73	283	71	36,06	127,50	91,44	254	77	33,7	123,8	90,1	267	74
Лютесценс 062	43,89	140,20	96,31	219	100	46,95	147,41	100,46	216	100	45,4	143,8	98,4	217	100
Лютесценс 085	39,26	143,77	104,51	266	89	42,08	138,50	96,42	229	90	40,7	141,1	100,4	247	90
Лютесценс 0318	39,35	124,94	85,59	218	90	39,82	128,43	88,61	225	85	39,6	126,7	87,1	220	87
Лютесценс 0404	38,65	117,39	78,74	204	88	37,49	109,82	72,33	193	80	38,1	113,6	75,5	198	84
Лютесценс 0847	36,27	118,28	84,01	232	83	29,41	114,81	85,40	291	63	32,8	116,5	83,7	255	72
Лютесценс 0865	36,19	136,99	100,80	279	84	28,89	127,13	98,24	340	62	32,5	132,1	99,6	306	72
Лютесценс 0871	38,40	128,73	90,33	235	87	37,07	121,67	84,60	228	64	37,7	125,1	87,4	232	83
Лютесценс 0873	30,72	127,94	87,22	316	70	27,90	107,09	79,19	284	59	29,3	117,5	88,2	301	65
Лютесценс 01272	31,26	114,48	83,22	266	74	28,61	134,32	105,71	369	61	29,9	124,4	94,5	316	66

Из этих данных видно, что в засушливый 1939 г. полевые испытания станции дали тот же результат, что и засушник, именно: наибольшую засухоустойчивость показал Лютесценс 062, близок к нему Лютесценс 085; по твердым пшеницам наибольшую засухоустойчивость показали Гордеиформе 0226 и 0228, наименьшую стойкость показала Гордеиформе 010. По твердым пшеницам и наиболее устойчивым мягким пшеницам наши данные, как видим, полностью совпадают с данными большого полевого испытания группы яровой пшеницы станции в засушливом 1939 г. Несколько расходятся наши данные по Лютесценс 01272 и 0873: по нашим данным — они малостойкие, а по данным полевого испытания — они среднестойкие. Несколько различную характеристику дают эти методы и среднестойким сортам Лютесценс 0404 и 0847. Эти расхождения, очевидно, объясняются тем, что в полевых испытаниях станции была значительно меньшая засуха (выпало 97,9 мм осадков), чем у нас в засушнике. Правильность такого объяснения подтверждается тем, что в нашем опыте при большей влажности почвы на контрольном фоне и при поливе, например, Лютесценс 0404 и 0847 действительно стоят по урожаю зерна в группе худших сортов (табл. 3). Таким образом, эти данные позволяют сделать твердый вывод, что метод «засушника», при правильном его применении, действительно позволяет выявить истинную засухоустойчивость сорта, он позволяет выделять в полевых условиях наиболее продуктивные в засухе сорта пшеницы.

Таблица 6

Урожай зерна сортов озимой пшеницы

Сорт	На делянках, грамм с 1 лин. м	
	засушник	контроль
Гостианум 0237 . .	44,0	62,4
Лютесценс 0329 . .	32,9	51,3
Лютесценс 1060/10 .	32,8	42,4
Эритроспермум 0917	31,3	43,7
Лютесценс 020 . . .	18,3	43,8
Дюрабль 0348 . . .	28,1	41,8

Кроме таких прямых сравнений характеристик сортов, полученных разными методами, иногда пользуются многолетней практической репутацией сорта и его происхождением. Рассмотрим некоторые наши данные по озимой пшенице. Испытания проведены мною в 1935—1936 гг. в Каменной Степи (табл. 6).

Из этих данных видно, что наибольшую засухоустойчивость показывает Гостианум 0237, наименьшую — Лютесценс 020 и Дюрабль 0348. Остальные сорта одинаковы и занимают промежуточное положение. В условиях достаточного увлажнения (контроль) дифференцировка сортов иная, чем в засушнике (табл. 6). Известно, что Гостианум 0237 в настоящее время продвинут в самые засушливые районы юго-востока СССР (районирование 1939 г.). Лютесценс 020 и Дюрабль распространены лишь в зоне достаточного увлажнения.

В урожайных данных по засушнику эта физиономия сортов достаточно хорошо отображена.

Посмотрим далее, в какой степени характеристика сортов по засухоустойчивости вегетационным методом приближается к характеристике методом засушника.

Сравнительные данные приведены в табл. 7.

Из табл. 7 видно, что по ряду сортов, как, например, Гордеиформе 010, 0228, по Лютесценс 0865, 0871, 0873, имеем полное совпадение характеристик обоими методами. По другим сортам, как, например, Лютесценс 062, 085 и отчасти по Лютесценс 01272, имеем диаметрально противоположные данные. По другим сортам — неопределенный результат. Характеристика сортов по засушнику совпадает с характеристикой сортов по вегетационному методу при воспроизведении засухи в критическом периоде — у пяти сортов; при воспроизведении засухи в сосудах в период кущения — начала трубкования мы имеем совпадение с засушником у восьми сортов.

Сравнительная характеристика сортов яровой пшеницы по

Сорт	Без яровизации					
	засушник		сосуды, засуха в трубк.—колошение		сосуды, засуха в кущ.—нач. трубк.	
	г	% от станд.	г	% от станд.	г	% от станд.
Гордеиформе 0226	36,0	115	3,96	136	7,77	146
Гордеиформе 0228	46,9	195	4,80	164	7,04	132
Гордеиформе 010	24,0	100	2,92	100	5,33	100
Цезиум 0111	31,3	71	7,05	203	10,12	136
Лютесценс 062	43,9	100	3,48	100	7,43	100
Лютесценс 085	39,3	90	3,46	99	9,28	125
Лютесценс 0318	39,4	90	3,80	109	11,03	148
Лютесценс 0404	38,7	88	3,44	99	11,59	156
Лютесценс 0847	36,3	83	3,97	114	11,70	157
Лютесценс 0865	36,2	82	5,22	150	10,70	144
Лютесценс 0871	38,4	87	4,90	141	10,82	146
Лютесценс 0873	30,7	70	4,62	133	11,08	149
Лютесценс 01272	31,3	71	5,27	152	11,98	161

В течение ряда лет нами изучалась засухоустойчивость сортов озимой пшеницы. Некоторые данные приведены в табл. 8. Методы засушника и вегетационный применялись в том виде, как это указано выше. В вегетационном методе отличие лишь в том, что влажность почвы сосуда опускалась до коэффициента завядания.

Из этих данных по озимым пшеницам также видно, что большинство сортов озимой пшеницы получает неодинаковую характеристику методом засушника и вегетационным. Практическая репутация сортов больше соответствует показаниям метода засушника. Гостианум 0237 выделяется как наиболее засухоустойчивый, а Лютесценс 020, Дюрабль, Барбаросса 09 как менее засухоустойчивые.

Причины расхождения показателей этих двух методов даже в пределах культуры пшеницы могут заключаться во многом: 1) сортовые особенности корневой системы в сосуде нивеллированы, а в засушнике нет; 2) в сосудах переход от оптимальной влажности почвы к сильной засухе происходит быстрее, чем в засушнике; в результате растения в сосудах и на делянках имеют различную закалку; 3) в сосудах после испытания влажность с критической в течение нескольких часов поднимается поливом до оптимальной, и далее культура непрерывно ведется при оптимальной влажности, а в засушнике после испытания влажность почвы поднимается далеко не до оптимума и очень постепенно; 4) фазы, с которыми совпадает засуха в сосудах и засушнике, никогда не совпадают полностью, а это, как известно, имеет очень большое влияние на результаты испытания и т. п.

Из вышеизложенных данных мы видели, что показания засушника гораздо более правильны, нежели показания вегетационного метода, в том виде, в каком он обычно применяется при оценке сортов на засухоустойчивость. Вегетационный метод, даже как вспомогательный к методу засушника, требует доработки. Не желая увеличивать статью, мы не приводим цифровых данных урожая при разных методах оценки сортов по структуре урожая. Временная засуха, воспроизводимая в сосудах и на делянках, оказывает часто различное влияние на структуру урожая (вес 1000 зерен, колосоносность, длина колоса, озерненность колоса, густота травостоя и т. д.). Вегетационный метод при его использовании как метод оценки сортов на засухоустойчивость требует доработки в части темпов воспроизведения засухи и глубины засухи. Как известно, одни

Таблица 7

засухоустойчивости методом засушника и вегетационным

При яровизации						В среднем					
засушник		сосуды, засуха в кущ.—нач. трубк.		сосуды, засуха в трубк.—колошение		засушник		сосуды, засуха в кущ.—трубкование		сосуды, засуха в трубк.—колошение	
г	% от станд.	г	% от станд.	г	% от станд.	г	% от станд.	г	% от станд.	г	% от станд.
39,3	121	7,11	151	4,52	223	37,6	133	7,44	149	4,24	172
39,3	121	11,08	236	3,55	175	43,1	153	9,06	181	4,17	169
32,4	100	4,70	100	2,03	100	28,2	100	5,00	100	2,47	100
36,1	77	10,59	157	6,54	210	33,7	74	10,35	146	6,80	206
47,0	100	6,75	100	3,11	100	45,4	100	7,09	100	3,30	100
42,1	90	8,43	125	3,08	99	40,7	90	8,85	125	3,27	99
39,8	85	13,52	200	5,38	173	39,6	87	12,27	173	4,59	139
37,5	80	10,49	155	3,69	119	38,1	84	11,04	156	3,56	108
29,4	63	10,06	149	2,58	83	32,8	72	10,88	153	3,27	99
28,9	61	9,30	134	6,24	201	32,5	72	10,00	141	5,73	174
37,1	79	10,56	156	3,87	124	37,7	83	10,68	151	4,38	133
27,9	59	10,80	160	3,72	120	29,3	65	10,80	152	3,72	113
28,6	61	10,93	162	5,44	175	29,9	66	11,45	161	5,35	162

авторы пользуются быстрым снижением влажности почвы (Львов С. Д., 1936; Вальтер О. А., 1934; Семакин К., 1936, и др.); иные пользуются медленным снижением влажности почвы в сосудах при воспроизведении временной почвенной засухи (Нестерова, 1934; Удольская, 1936; Красовская, 1935; Сакс, 1938, и т. д.); колебания у разных авторов от 5 до 20 дней. Даже у одних и тех же авторов при сравнении засух, воспроизводимых в разных фазах растений, часто сравниваются как одинаковые засухи разных темпов обезвоживания почвы (Коломиец — от 12 до 20 дней; Вальтер — от 8 до 12 дней и т. д.). Темпы обезвоживания почвы, длительность процесса имеет значение и с точки зрения подготовки растений к засухе, по закалке растений и с той стороны, что при разной длительности засухой охватываются уже другие фазы — все это, как известно, имеет решающее влияние на поведение сортов в засухе. До сих пор почти все авторы, пользуясь методом «медленного завядания», доводили обезвоживание почвы до «коэффициента завядания». Предел обезвоживания почвы тоже меняет поведение сортов в засухе. Для примера приведем некоторые данные в табл. 9. Опыт проведен в сосудах Вагнера, повторность шестикратная, в сосуде по 10 растений (Чакино, 1939 г.).

Таблица 9

Сравнительная засухоустойчивость сортов пшеницы в зависимости от темпа и предела обезвоживания почвы

Сорт	Контроль	Засуха 17 дн. до 4% воды	Засуха 17 дн. до 0% воды	Засуха 7 дн. до 4% воды	Засуха 7 дн. до 0% воды	Засуха 5 дн. до 4% воды	Засуха 5 дн. до 0% воды
	Зерна, г на сосуд						
Лютесценс 062	20,90	8,40	6,49	11,22	9,07	8,82	6,36
Гордеиформе 010	13,26	5,24	1,24	11,16	6,74	12,84	9,74
	Зерна, % от контроля						
Лютесценс 062	100	40	31	54	43	42	30
Гордеиформе 010	100	40	9	84	51	97	74

Таблица 8

Сравнительная характеристика сортов озимой пшеницы по засухоустойчивости методом засушника и вегетационным

Сорт	Засушник, с 1 лин. м		Сосуды, засуха в кущ. — нач. трубк.		Сосуды, засуха в трубк.—колошение	
	г	% от станд.	г	% от станд.	г	% от станд.
Гостианум 0237	44,0	134	9,45	90	7,05	143
Лютесценс 0329	32,9	100	10,46	100	4,91	100
Лютесценс 1060/10	32,8	100	11,64	111	5,36	109
Эритроспермум 0917	31,3	95	8,83	84	4,94	101
Ферругинеум 03	30,4	92	8,53	82	2,29	47
Ферругинеум 01239	28,1	85	9,38	90	5,16	105
Барбаросса 09	22,2	67	11,13	106	5,59	114
Дюрабль 0348	28,1	85	6,80	65	3,26	66
Лютесценс 020	18,3	56	7,00	67	4,61	94

Засухи воспроизводились с момента трубкования растений у обоих сортов; у Лютесценс 062 трубкование (75% всех растений) отмечено 7 июня, а у Гордеиформе 010 — 8 июня; все засухи начаты с 12 июня, т. е. стадийно растения уже прошли яровизацию и световую стадию. Все длительности засух уложились в период от полного трубкования до колошения; колошение Гордеиформе 010 отмечено 28 июня, а Лютесценс 062 — 26 июня; таким образом, при 17-дневном развитии засухи конец засухи совпал с колошением растений; при 7-дневной засухе конец обезвоживания почвы приходился на период перед фазой колосоносного вздутия. При предельной влажности почвы (0 или 4% физиологически доступной воды) растения во всех вариантах засухи выдерживались трое суток, после чего производился полив до оптимума.

Из таблицы видно, что соотношение стандартных сортов яровой пшеницы по засухоустойчивости меняется в зависимости от темпа обезвоживания почвы. При медленном обезвоживании почвы, т. е. при постепенном 17-суточном снижении влажности почвы от оптимума до предельной влажности, более продуктивной оказалась Лютесценс 062. При быстром обезвоживании почвы (7 суток) сорта выравниваются; при еще более быстром обезвоживании почвы (5 суток), наоборот, Гордеиформе 010 становится относительно более продуктивным в сравнении с Лютесценс 062. Так же по снижению урожая (процент от контроля) соотношение двух стандартных сортов пшеницы в зависимости от темпов обезвоживания почвы может быть противоположным.

Предел обезвоживания почвы также играет большую роль (табл. 9); стандарт твердой пшеницы Гордеиформе 010 страдает от засухи при доведении влажности почвы до коэффициента завядания (0% физиологически доступной воды) гораздо больше, чем стандарт мягкой пшеницы Лютесценс 062, и соотношение между Лютесценс 062 и Гордеиформе 010 по засухоустойчивости при обезвоживании почвы до 4% физиологически доступной воды совсем иное, чем при обезвоживании до коэффициента завядания; в последнем случае засухоустойчивость твердой пшеницы относительно намного ниже, чем в первом случае, особенно при медленных темпах засухи.

Отсюда ясно, что в зависимости от скорости обезвоживания почвы, в зависимости от предела обезвоживания почвы мы можем получить совсем различную характеристику одного и того же сорта по засухоустойчивости. Мы считаем неправильным обезвоживать почву в сосудах до коэффициента завядания; необходимо исходить из той предельной влажности, какая наблюдается в посеве испытуемой культуры в данном районе при современной агротехнике в самые засушливые годы

и периоды. По скорости обезвоживания почвы правильнее более постепенный, растянутый переход от высокой предельной влажности почвы (не менее 17—20 дней). Учитывая громадное значение фазы растений в засухоустойчивости, необходимо засуху приурочивать к тем фенологическим фазам (и стадиям развития) растений стандартного сорта пшеницы, в каких данный стандарт наиболее часто в данном районе попадает в засуху.

Выводы

1. В борьбе с засухой введение в производство засушливых районов более засухоустойчивых сортов пшеницы имеет большое практическое значение. В связи с этим имеют большое значение в селекционной работе этих районов методы оценки и изучение сортов пшеницы по засухоустойчивости. В наших условиях — юго-востока Тамбовской области стандарт мягких пшениц Лютенценс 062 попадает наиболее часто в комбинированную засуху в период начала стеблевания и до полного колошения. В данных условиях неприменим принцип создания сортов, полностью обходящих засуху, так как с момента стеблевания (третья декада мая) и до спелости существует вообще высокая вероятность наступления засухи.

2. Главным показателем засухоустойчивости сорта пшеницы является высокий урожай зерна и хорошие качества его в условиях засухи. Хороший селекционный сорт для засушливых районов должен обладать не только большой засухоустойчивостью в определенных фазах, но и большой пластичностью, т. е. потенциальной способностью развить высокую производительность не только при временной засухе, но и в условиях лучшей агротехники и в годы большего количества осадков.

3. В наших испытаниях лучшим методом оценки сортов пшеницы на засухоустойчивость является метод засушника; применяемый нами тип засушника позволяет испытывать до 20—25 сортов по устойчивости к засухе.

Метод вегетационный (медленного завядания) даже как вспомогательный к засушнику требует доработки; показания его значительно, а по ряду сортов неопределенно, уклоняются от метода засушника и больших полевых испытаний в засушливые годы (1939 г.). В вегетационном методе необходимо для каждого района устанавливать предел обезвоживания почвы и скорость развития засухи в сосуде. Для районов юга и востока бывшей ЦЧО (Каменная Степь, Чакино) мы считаем наиболее правильным обезвоживание почвы при оценке сортов пшеницы на засухоустойчивость доводить до 3—4% физиологически доступной воды, а не до коэффициента завядания, так как при современной агротехнике в самые засушливые годы влажность почвы под пшеницей, в среднем, в метровом слое все же имеется в виде 3—4% доступной воды. При обезвоживании почвы до коэффициента завядания мы получаем совсем иную характеристику сортов. Обезвоживание почвы должно производиться постепенно, опуская, примерно, за 20 дней влажность почвы в сосуде до принятой предельной влажности. В зависимости от темпов и пределов обезвоживания почвы, мы получаем совсем противоположную характеристику одного и того же сорта по засухоустойчивости.

Ту или иную засуху необходимо воспроизводить, приурочивая ее к тем фазам стандартного сорта, в каких данный стандарт попадает наиболее часто в засухи в данном районе.

Государственная селекционная станция
Чакино

Поступило
1. II. 1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Вальтер О. А., Бровцына В. Л. и Лебединцева Е. В., Физиологическое исследование двух сортов яровой пшеницы в условиях почвенной засухи и последующего полива, Тр. лабор. физиологии и биохимии растений, АН СССР, 1, 1934.
2. Ершов В. И., Засухоустойчивость кукурузы, Колхоз. опытничество, 10, 1936.
3. Красовская И. В., Физиологические основы селекции и методов оценки на засухоустойчивость, Теорет. основы селекции, 1, 1935.
4. Коломиец И. А., Влияние почвенной засухи на продукцию сухого вещества пшеницы, Тр. лабор. физиологии и биохимии растений, 1, 1934.
5. Литвинов Л. С., Методы оценки засухоустойчивости, Семеноводство, 6, 1933.
6. Львов С. Д. и Фихтенгольц С. С., К вопросу о биохимических основах засухоустойчивости, Тр. Ботан. ин-та АН СССР, 4, 2, 1936.
7. Нестерова Е. И., Устойчивость к почвенной засухе нескольких сортов яровой пшеницы, Тр. пр. бот., ген. и сел., 3, 8, 1935.
8. Пролетарский К. В., Испытание засухоустойчивости предпосевно закаленных к засухе пшениц в засушнике, Изв. Биолог. н.-и. ин-та Перм. ун., 9, 1935.
9. Семакин К. С., Влияние разных способов закалки растений на стойкость их к засухе при различных условиях минерального питания, Тр. Бот. ин-та АН СССР, 4, 2, 1936.
10. Сакс А. И., Изучение сортов озимой пшеницы по морозоустойчивости и устойчивости к почвенной засухе, Изв. АН СССР, биол. сер., 5, 1938.
11. Туманов И. И., Завядание растений как метод изучения их засухоустойчивости, Тр. Всес. съезда по ген., селекции и семеноводству, 5, 1930.
12. Удольская Н. Л., Засухоустойчивость сортов яровой пшеницы, Сиб. н.-и. ин-т, 3, X, 1936.
13. Kezer and Robertson, Critical period of applying irrigation water to wheat, Journ. of the Americ. Soc. of Agron., vol. 19, № 2, 1927.

A. I. SAKS. ON SEVERAL DIRECT METHODS OF EVALUATING WHEAT VARIETIES AS REGARDS THEIR DROUGHT RESISTANCE

SUMMARY

1. The introduction in arid districts of drought-resistant varieties of wheat is of great practical importance. Hence, methods of evaluating wheat varieties as regards their drought resistance are of vital singnificance in the breeding work conducted in such districts. Under conditions in the southeastern part of Tambov Region the standard soft wheat, Lutescens 062, very often suffers from drought during the period from beginning of shooting to completion of heading. Since during this entire period — from the beginning of shooting (last part of May) to the full — ripe stage — there exists much danger of drought, it is altogether unfeasible to carry on breeding work with the aim of creating varieties that could completely avoid drought.

2. The chief index of the drought resistance of a variety of wheat is high yield of good-quality grain under conditions of drought. A good variety for arid regions must possess not only great drought resistance during definite phases of development but also great plasticity, *i. e.*, potential ability to develop high productivity not only during temporary drought but also under conditions of the best cultivation and in years of ample rainfall.

3. We found that the best method of evaluating wheat varieties as regards their drought resistance was by testing them in a drought chamber. In the type of chamber we used it is possible to test at one time as many as 20—25 varieties for their resistance to drought.

The method of «slow wilting», even as a measure supplementing that of the drought chamber, requires further elaboration. It gives certain indices, but these differ considerably (and, in the case of a number of varieties, not in any definite direction nor to any definite degree) from the data obtained from tests in a drought chamber or from extensive field tests in drought years (e. g., 1939). For the «slow wilting» method it is necessary to establish for each district the limit to which the soil should be desiccated and the rate at which drought conditions should be developed in the experimental pots. For districts in the southern and eastern parts of the former Central Black Soil Region (e. g., at Chakino, in the Stony Steppe) we consider that

it is best, in evaluating wheat varieties with resp t to drought resistance, to reduce the soil humidity to 3—4 per cent of physiologically available moisture and not to the wilting coefficient, sin under modern methods of cultivation the soil under wheat retains, eve. in the driest years, on the average in the upper layer (to a depth of about 1 meter) approximately 3—4 per cent of physiologically available moisture. If the soil humidity is reduced to the wilting coefficient, an entirely different characterization of varieties is obtained. The soil should be desiccated gradually, allowing approximately 20 days for reducing the humidity of the soil in the pots to the minimum set. Depending on the rate and limit of soil desiccation adopted, we may obtain very different characterizations of the same variety as regards its drought resistance.

It is necessary to reproduce various types of drought and to time them to coincide with those phases of development of the standard variety when this variety most frequently suffers drought in the given district.

State Plant-Breeding Station,
Chakino, U. S. S. R.

СОДЕРЖАНИЕ

Биология

Стр.

А. Н. Студитский. Условия роста и дифференцировки передней доли гипофиза в пересадках на хориоаллантоис 3

Генетика

Е. В. Ивановская. Цитологический анализ гибридов диплоидных видов картофеля с тетраплоидными 21

Н. Н. Колесник. О породообразовании крупного рогатого скота . 34

С. Г. Петров. Коррелятивные изменения скелета кур под влиянием отбора 58

Зоология

А. Я. Базикалова. Поглощение кислорода байкальскими амфиподами 67

И. М. Бебутова. Биология и систематика байкальских ручейников . 82

Б. И. Гарбер. Постэмбриональное развитие Epischura baikalensis Sars 105

Г. В. Самохвалова. Влияние солнечного света на рост и размножаемость гамбузии 116

Палеонтология

Р. Ф. Геккер. Задачи палеоэкологии в разработке проблемы эволюции органического мира 134

Е. А. Иванова. О проявлениях естественного отбора на распространении и развитии некоторых брахиопод в карбоне Подмосковной котловины 144

Е. Сошкина и Т. Добролюбова. Эволюция кораллов Rugosa . . 152

Физиология растений

А. И. Сакс. О некоторых методах прямой оценки сортов пшеницы на засухоустойчивость 163

SOMMAIRE

Biologie

Page

A. N. Studitsky. Conditions de développement et de différentiation du lobe antérieur de l'hypophyse transplantée sur le chorionallantois . . . 19

Génétique

E. V. Ivanovskaya. Cytological analysis of hybrids between diploid and tetraploid species of potatoes . 32

N. N. Kolesnik. On the breed formation of cattle 57

S. G. Petrov. Correlative changes of the skeleton of chickens under the influence of selection 66

Zoologie

A. J. Bazikalova. Contributions à la biologie des Amphipoda du lac Baïkal. I. Absorption d'oxygène . . 80

I. M. Bebutova. Biologie et systématique des larves des Trichoptères du lac Baïkal 103

B. I. Garber. Postembryonal development of the *Epischura baikalensis* 115

G. V. Samokhvalova. The effect of sunlight on growth and spawning capacity in *Gambusia* aff. *holbrookii* 133

Paléontologie

R. F. Hecker. The tasks of paleoecology in developing the problem of evolution in the organic world . . 141

E. A. Ivanova. On the manifestations of natural selection in the distribution and development of some Brachiopods in the Carboniferous of the Moscow depression 150

E. Soshkina and T. Dobrolyubova. The evolution of Rugose corals 160

Physiologie végétale

A. I. Saks. On several direct methods of evaluating wheat varieties as regards their drought resistance . . . 174

Ответственный редактор *В. Л. Комаров*

Подписано в печать 25/I 1941 г. А32356 Объем 11,5 печ. л. (в том числе 4 вклейки)
Уч.-изд. л. 16,2 Тираж 2600 экз. Цена 9 руб.

18-я типография «Полиграфкнига». Москва, Щубинский пер., 10

Цена 9 руб.

ПРОДОЛЖАЕТСЯ ПОДПИСКА
НА ЖУРНАЛЫ АКАДЕМИИ НАУК СССР
на 1941 год

НАИМЕНОВАНИЕ ЖУРНАЛОВ	Количество №№ в год	ПОДПИСНАЯ ЦЕНА	
		12 мес.	6 мес.
Автоматика и телемеханика	6	48—	24—
Acta Physicochimica	12	108—	54—
Астрономический журнал	6	36—	18—
Биохимия	6	48—	24—
Ботанический журнал	6	36—	18—
Вестник Академии наук	12	60—	30—
Доклады Академии наук на русск. яз.	36	180—	90—
Доклады Академии наук на иностр. яз.	36	180—	90—
Журнал общей биологии	4	32—	16—
Журнал общей химии	24	144—	72—
Journal of Physics	12	72—	36—
Журнал прикладной химии	12	96—	48—
Журнал технической физики	24	144—	72—
Журнал экспериментальной и теоретической физики	12	96—	48—
Журнал физической химии	12	108—	54—
Записки Всероссийского минералогического общества	4	36—	18—
Зоологический журнал	6	48—	24—
Известия Академии Наук, серия биологическая	6	54—	27—
Известия Всесоюзного географического общества	6	48—	24—
Известия Академии Наук, серия географическая и геофизическая	6	48—	24—
Известия Академии Наук, серия геологическая	6	48—	24—
Известия Академии Наук, серия математическая	6	36—	18—
Известия Академии Наук, Отделение технических наук	10	80—	40—
Известия Академии Наук, Отделение литературы и языка	6	54—	27—
Известия Академии Наук, Отделение химических наук	6	48—	24—
Известия Академии Наук, серия физическая	4	32—	16—
Математический сборник	6	54—	27—
Микробиология	10	80—	40—
Наука и жизнь	12	36—	18—
Прикладная математика и механика	6	48—	24—
Природа	12	54—	27—
Почвоведение	12	96—	48—
Советская ботаника	6	48—	24—
Физико-математический реферативный журнал	12	96—	48—
Химический реферативный журнал	12	96—	48—

ЖУРНАЛЫ ФИЛИАЛОВ АКАДЕМИИ НАУК СССР

Известия Азербайджанского филиала Академии Наук СССР на русск. яз.	6	30—	15—
Известия Узбекистанского филиала Академии Наук СССР на русск. яз.	12	30—	15—

ПОДПИСКУ И ДЕНЬГИ НАПРАВЛЯТЬ ПО АДРЕСУ:

Москва, 12, Большой Черкасский переулок, 2 «АКАДЕМКНИГА».

Заказы принимаются также доверенными конторы «АКАДЕМКНИГА», отделениями «Союзпечати», повсеместно на почте и магазинами КОГИЗ'а.